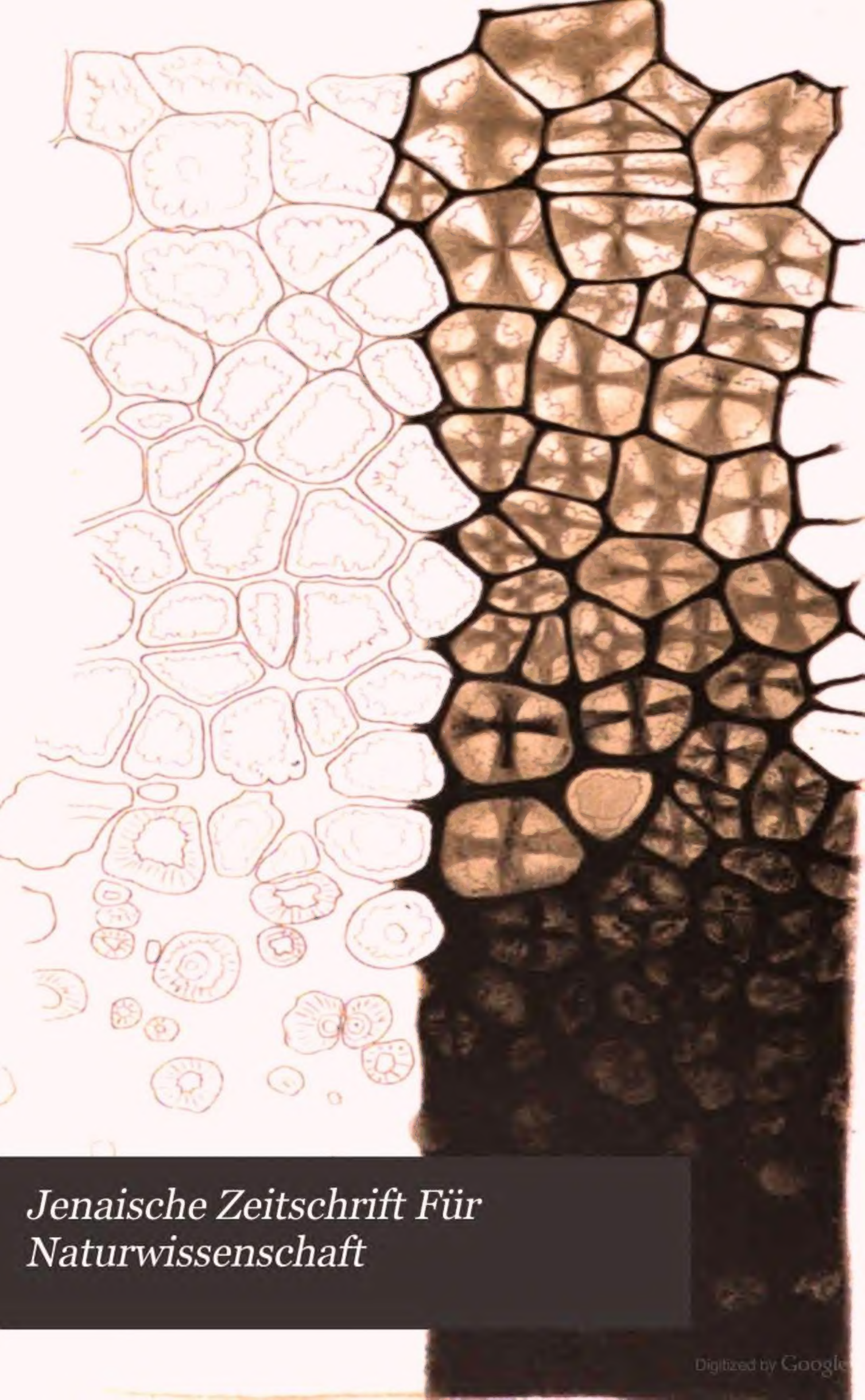


Jenaische Zeitschrift Für Naturwissenschaft

Digitized by Google

JCP
2006+

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY
OF THE
MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY,
AT
Cambridge

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Sechsunddreissigster Band.

Neue Folge, Neunundzwanzigster Band.

Mit 26 Tafeln und 6 Abbildungen im Texte.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1902.

Digitized by Google

A. f. E. II 3 26 pièces mêlées

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Digitized by Google

OCT 4 1902

Inhalt.

Seite

Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Mit Tafel I—VI 1

Wallengren, Hans, Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten. Mit Tafel VII und VIII 165

Ahting, Karl, Untersuchungen über die Entwickelung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. Mit Tafel IX—XI 181

Kadić, Otokar, Studien über das Labium der Coleoptern. Mit Tafel XII und 6 Figuren im Text 207

Tobler, Max, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve. Mit Tafel XIII—XV 229

Bonnevie, Kristine, Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Mit Tafel XVI und XVII 275

Fürbringer, Max, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Mit Tafel XVIII—XXII 289

Pauly, Richard, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris Allman. Mit Tafel XXIII—XXVI 737

Digitized by Google

6692

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Sechsunddreissigster Band.

Neue Folge, Neunundzwanzigster Band.

Erstes und zweites Heft.

Mit 17 Tafeln und 6 Abbildungen im Text.

Inhalt.

BIEDERMANN, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Mit Tafel I—VI.

WALLENGREN, HANS, Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten. Mit Tafel VII und VIII.

AHTING, KARL, Untersuchungen über die Entwickelung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier. Mit Tafel IX—XI.

KADIĆ, OTOKAR, Studien über das Labium der Coleoptern. Mit Tafel XII und 6 Abbildungen im Text.

TOBLER, MAX, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve. Mit Tafel XIII—XV.

BONNEVIE, KRISTINE, Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Mit Tafel XVI und XVII.

Preis: 25 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1901.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlu

Ausgegeben am 15. August 1901.

Digitized by Google

Soeben erschien:

Die Krystallisation von Eiweissstoffen und ihre Bedeutung für die Eiweisschemie.

Von

Dr. Fr. N. Schulz,

a. o. Professor an der Universität Jena.

Preis: 1 Mark 20 Pf.

Soeben erschien:

Die Reduktion der Chromosomenzahl und ihre folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen

von

J. Schniewind-Thies.

Mit 5 lithographischen Tafeln.

Preis: 7 Mark.

Soeben erschien:

Die Parasiten im Krebs und Sarkom des Menschen.

Von

Prof. Dr. Max Schüller

in Berlin.

Mit 3 Tafeln und 64 Abbildungen im Text.

Preis: 6 Mark.

Die früheren Mitteilungen des Herrn Prof. Schüller im Centralblatt für Bakteriologie hatten bereits Aufsehen erregt und seinen weiteren Veröffentlichungen wurde mit grossem Interesse entgegengesehen. Unter obigem bescheidenen Titel giebt er jetzt eine Darstellung seiner Entdeckung der Krebsparasiten, die in der gesamten medizinischen Welt berechtigtes Interesse hervorruft, und es scheint in der That, als ob Herrn Prof. Schüller die Entdeckung des Erregers dieser weitverbreiteten Krankheit gelungen ist.

Verbandlehre.

Von

P. H. van Eden,

Direktor des Stadtkrankenhauses Leeuwarden.

Mit einem Vorwort von Professor Dr. A. Narath in Utrecht.

Mit 225 Abbildungen.

1901. **Preis: broschiert 6 Mark, gebunden 7 Mark.**

Digitized by Google

OCT 1901

Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen.

Von

W. Biedermann.

Hierzu Tafel I—VI.

Es ist eine Frage von fundamentalster Bedeutung, welcher Natur die Prozesse sind, durch die seit undenklichen Zeiten jene ungeheuren Massen von kohlensaurem Kalk in Form von Pflanzen und Tierskeletten gebildet werden, wie sie uns in allen geologischen Formationen und noch heute in den Sedimenten des Meeresgrundes begegnen.

Man denke nur an die Korallenriffe, Muschelbänke und Foraminiferenlager. In allen Fällen sehen wir lebendige Organismen als Vermittler thätig, und es ist daher die aufgeworfene Frage in erster Linie eine physiologische. MURRAY schätzt die Menge Calciumkarbonat, welche innerhalb der Wassermasse eines tropischen Meeres von 100 Faden Tiefe und einer Meile Ausdehnung in den Kalkschalen hier lebender Organismen deponiert ist, auf etwa 15 Tonnen.

Es ist bekannt, daß das Seewasser normalerweise außerordentlich arm ist an kohlensaurem Kalk. Nach einer Tabelle in ROTH's chemischer Geologie (Bd. I, S. 524) enthält eine mehrfach (so z. B. von C. HERBST bei seinen schönen Untersuchungen über Seeigellarven) als „Typus" für die chemische Zusammensetzung des Meerwassers benützte, von FORCHHAMMER zwischen Sardinien und Neapel geschöpfte Probe in 1000 Teilen folgende Salzmengen:

30,292 NaCl,
0,779 KCl,
3,240 $MgCl_2$,
2,638 $MgSO_4$,
1,605 $CaSO_4$,
0,080 Kieselsäure, Kalkphosphat, Kalkkarbonat als wasserunlöslicher Rückstand.

Digitized by Google

Murray knüpft hieran die Bemerkung, daß infolgedessen, wenn von den Mollusken und sonstigen kalkabsondernden Organismen nur der kohlensaure Kalk als solcher Verwendung finden könnte, ein enormes Wasservolum erforderlich wäre, um auch nur für eine einzige Schale oder einen Korallenstock den erforderlichen Kalk zu liefern. Indessen braucht man sich nur der zahlreichen Thatsachen zu erinnern, welche sagen, daß in den Organen und Geweben von Seetieren und Meerespflanzen vielfach Stoffe in großer Menge aufgespeichert werden, welche im Meerwasser nur in Spuren vorhanden sind, um die Möglichkeit einer direkten Aufnahme und Ablagerung von $CaCO_3$ prinzipiell zuzugeben. So findet sich Jod bekanntlich reichlich in verschiedenen Fucusarten, sowie im Achsenskelett von Gorgonia Cavolini. Desgleichen ist es nicht zu bezweifeln, daß Kieselschwämme und Radiolarien ihre Skelette nur auf Kosten der Kieselsäurespuren des Meerwassers bilden. Ferner enthält die Hämolymphe von Cephalopoden und Crustaceen ein respiratorisches Pigment (Hämocyanin), welches angeblich kupferhaltig ist, und im Bojanus'schen Organ von Pinna squamosa kommen nach Krukenberg Konkremente vor, welche reich sind an Mangan.

In allen diesen Fällen kommt es offenbar bloß auf ein gewisses Wahlvermögen bestimmter lebendiger Zellen an, durch welches dieselben befähigt erscheinen, gewisse Stoffe auch dann an sich zu reißen und zu speichern, wenn dieselben nur in geringster Menge ihnen zur Verfügung stehen, wofür uns ja auch Drüsenzellen bei höheren Tieren eine Menge Beispiele liefern (Niere etc.). Man braucht sich deswegen nicht vorzustellen, daß ungeheure Mengen der Flüssigkeit, welche die betreffenden Substanzen gelöst enthalten, sozusagen durch die lebendige Substanz hindurchfiltriert werden; vielmehr kann offenbar eine derartige, durch die vitale Thätigkeit von Zellen bedingte Speicherung einer im umgebenden Medium gelösten Substanz auch ohne jede Massenbewegung der Flüssigkeit gedacht werden.

Es wäre hiernach ganz gut möglich, daß, wie die Radiolarien und Kieselschwämme ihre Skelette aus der im Meerwasser gelösten Kieselsäure bauen, auch die Foraminiferen, Kalkschwämme, Korallen, Echinodermen und Mollusken zur Bildung ihrer Skelette resp. Gehäuse das gelöste Kalkkarbonat verwenden.

Hält man es für zulässig, von den Lebensbedingungen niederer, skelettbildender Larvenformen auf jene der schalenbildenden Mollusken zurückzuschließen, so würde man die Unentbehrlichkeit

Digitized by Google

des kohlensauren Kalkes als solchen sogar für bewiesen halten können. Die schon erwähnten Untersuchungen von C. Herbst haben nämlich gezeigt, daß das Calciumkarbonat für die Entwickelung von Echinodermenlarven durchaus unentbehrlich ist, daß aber andererseits dieses Salz allein nicht vollkommen genügt, sondern außerdem auch noch das Sulfat resp. ein anderes lösliches Kalksalz als Kalklieferant notwendig ist.

In der Litteratur liegen bisher, so viel mir bekannt geworden ist, nur sehr wenige Angaben über die Entstehungsweise des kohlensauren Kalkes bei wirbellosen Tieren mit Kalkskeletten vor, und diese wenigen sind auch in keiner Weise geeignet, das über dieser Frage schwebende Dunkel zu erhellen; man möchte im Gegenteil sagen, daß die versuchte Deutung ein entschiedener Rückschritt auf dem Wege der Erkenntnis war, so viel Bestechendes sie vielleicht auch in den Augen von Nicht-Physiologen besitzen mag.

In zwei kurzen Abhandlungen „Ueber Schalen- und Kalksteinbildung" (Ber. d. Nat. Ges. Freiburg 1889, 4) und „Ueber die Bildungsweise des dunklen Pigmentes bei den Mollusken nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkkarbonat" (ebenda, Bd. XI, 1899) hat G. Steinmann höchst sonderbare Ansichten entwickelt, in welchen er durch eine ziemlich gleichzeitige Arbeit von John Murray und Rob. Irvine (Coral reefs and other carbonate of lime formations in modern seas, Nature, 1890, Vol. XLII) wesentlich bestärkt wurde.

Ausgehend von sehr einfachen Versuchen über die Bildung von Sphäriten aus kohlensaurem Kalk in faulenden Eiweißlösungen, welchen vorher ein lösliches Kalksalz zugesetzt worden war, gelangte Steinmann zu dem Schlusse, „daß der Bildung von Kalkkarbonat in der Form von Muschelschalen und dergleichen kein specifisch vitaler Prozeß zu Grunde zu liegen brauche, daß vielmehr die Ausfällung des Karbonates aus dem Meerwasser, einerlei ob sie am lebenden Organismus oder außerhalb desselben vor sich gehe, als eine einfache chemische Reaktion begriffen werden könne, die notwendig an die Zersetzung aller stickstoffhaltigen organischen Stoffe — soweit sie kohlensaures Ammoniak dabei erzeugen — geknüpft sei". Er fügt die Bemerkung hinzu, daß es zunächst unentschieden bleiben müsse, „in welchem Maße bei der Bildung von Muschelschalen u. dergl. die Kalksalze mit den ausgeschalteten Eiweiß-

stoffen zusammen vom Organismus abgeschieden werden, oder in welchem Betrage sie etwa aus dem umgebenden Wasser ausgefällt werden. Schalen- und Kalksteinbildung im Meere war auf denselben einfachen chemischen Prozeß zurückgeführt".

Konsequenterweise gelangt STEINMANN dazu, die Molluskenschalen, ja mehr noch, auch sogar die Skelettbildungen der Echinodermen als Produkte einer durch Bakterien vermittelten Eiweißfäulnis anzusehen, eine Auffassung, der man Mangel an Kühnheit gewiß nicht vorwerfen wird. STEINMANN sagt wörtlich: „Die aus der Lebensthätigkeit des tierischen Organismus ausgeschalteten Eiweißstoffe zerfallen infolge bakterieller Zerlegung einerseits in Kohlensäure und Ammoniak, andererseits in eine in frischem Zustande elastische und weiche, sehr widerstandsfähige Substanz, das Conchyolin. Kohlensäure und Ammoniak schlagen bei Gegenwart gelöster Kalksalze ($CaSO_4$, $CaCl_2$ etc.) kohlensauren Kalk nieder, welcher, wenn er in einem zähen, elastischeu Medium wie Conchyolin auskrystallisiert, in fibrokrystalliner (sphärokrystalliner) Form erscheint oder aber in grobkrystalliner Modifikation auftritt, wenn nämlich die stickstoffhaltige Muttersubstanz sich leicht verflüssigt, wie das bei den leimgebenden Substanzen der Fall ist." Hiernach wäre, wie STEINMANN hinzufügt, zu vermuten, „daß diejenigen Tiergruppen, welche Skelette aus grobkrystallinem Kalk bilden, wie die Echinodermen und Calcispongien, leicht sich verflüssigende stickstoffhaltige Stoffe aussondern, die, wie das Eiweiß bei der Fäulnis, Kohlensäure und Ammoniak erzeugen".

Es bleibt schwer verständlich, wie STEINMANN solche Sätze (die jedem Biologen geradezu ungeheuerlich erscheinen müssen) ohne eine andere Begründung als seine eigenen ganz primitiven Eiweißversuche und den Hinweis auf gewisse Experimente von MURRAY und IRVINE aufstellen konnte.

In Bezug auf diese letzteren sei in Kürze nur folgendes erwähnt.

Um zu erfahren, ob außer Calciumkarbonat auch andere Kalksalze von Organismen zur Bildung von kohlensaurem Kalk verwendet werden können, haben die genannten Autoren einige Versuche angestellt, die freilich nicht unmittelbar mit dem hier in Rede stehenden Problem der Bildung von Kalkskeletten und Kalkschalen wirbelloser Tiere zusammenhängen, dessenungeachtet aber

Digitized by Google

als Grundlage für einige hierher gehörige Schlußfolgerungen benützt wurden.

Eine Anzahl Hühner wurde in einen Holzkäfig gebracht und mit Substanzen gefüttert, die keinen kohlensauren Kalk enthielten. Nach wenigen Tagen hatten die Eier, welche die Hühner legten, statt einer Kalkschale nur eine häutige Hülle. Dann setzte man ihrer Nahrung nach und nach Calciumphosphat, Nitrat und Silikat zu, und jeder solche Zusatz veranlaßte das Wiedererscheinen der Eierschale mit dem normalen Gehalte an Calciumkarbonat. Mit Magnesium oder Strontiumsalzen blieben die Eier häufig ohne Schale.

Schon im Jahre 1889 hatten IRVINE und WOODHEAD in gleicher Richtung Versuche an Seetieren angestellt und unter anderem gefunden, daß in einer Mischung, welche, abgesehen von NaCl, $MgCl_2$, $MgSO_4$ und K_2SO_4, auch 0,1276 Proz. $CaSO_4$ enthielt, gehäutete Krebse ihren Panzer nicht zu erhärten vermochten, daß sie aber dazu imstande waren, wenn eine 0,12 Proz. $CaSO_4$ entsprechende Menge $CaCl_2$ zugesetzt wurde. Die Verkalkung des Chitinpanzers ging dann in normaler Weise vor sich. Die beiden genannten Autoren ziehen hieraus den Schluß, daß das Calciumsulfat zur Erhaltung des Lebens ihrer Versuchstiere nicht nötig und zur Lieferung des Kalkes für die Erhärtung des Panzers nicht tauglich ist, daß der hierfür nötige Kalkbedarf vielmehr durch Aufnahme von $CaCl_2$ aus dem umgebenden Medium gedeckt wird.

Auch MURRAY und IRVINE haben später die Bedingungen der Verkalkung des Krebspanzers untersucht und gefunden, daß dieselbe in künstlichem Seewasser mit Ausschluß von $CaCO_3$ in ganz normaler Weise vor sich geht. Das ursprünglich neutrale Wasser hatte dabei nach kurzer Zeit eine deutlich alkalische Reaktion angenommen und zwar, wie sich ergab, infolge von Zersetzung stickstoffhaltiger Substanzen unter Bildung von kohlensaurem Ammoniak (Fäulnis). Dieser Umstand nun brachte die genannten Forscher auf die Vermutung, daß solche Zersetzungsprozesse N-haltiger organischer Substanzen, die sich ja im Meerwasser stets und allerorts vollziehen, für die Kalkabscheidung seitens der schalen- und skelettbildenden Organismen eine außerordentlich große Bedeutung besitzen, indem durch das gebildete Ammoniumkarbonat alle im Meerwasser enthaltenen Kalksalze in kohlensauren Kalk übergeführt werden. Es wird nicht recht klar, warum eigentlich die genannten Autoren einen solchen chemischen Prozeß

Digitized by Google

für besonders zweckdienlich halten, da sie ja doch sich überzeugt zu haben glauben, daß jedes beliebige Kalksalz verwendbar sei, und wenn nicht beständig von „Absonderung" des $CaCO_3$ die Rede wäre, so könnte man fast auf die Vermutung kommen, daß Murray und Irvine, wie später, durch ihre Bemerkungen offenbar mit angeregt, Steinmann, dem umgebenden Wasser einen direkten Einfluß auf die Schalenbildung zuschreiben wollen, etwa in der Art, daß sich infolge der Entwickelung von Ammoniumkarbonat kohlensaurer Kalk an den Orten des Schalen- resp. Skelettwachstums (bei Korallen) aus dem Seewasser niederschlägt. Nur unter solcher Voraussetzung erscheinen Versuche wie die folgenden überhaupt verständlich. Es wurde Seewasser mit Harn gemischt und bei einer Temperatur zwischen 15—20° C gehalten. Nach einiger Zeit waren alle im Seewasser anwesenden Kalksalze als Karbonat und Phosphat niedergeschlagen. In einem anderen Falle wurden einige kleine Krebse in 2 l gewöhnliches Seewasser gebracht und daselbst mit Fleisch gefüttert; das Wasser wurde nicht erneuert, und die Krebse starben, als es in Fäulnis geriet; es fand sich, daß aller Kalk als Karbonat gefällt war.

Hieraus soll doch wohl gefolgert werden, daß derartige Vorgänge auch für die Fixierung des kohlensauren Kalkes in den Kalkschalen und Kalkskeletten von Bedeutung sind. Darüber lassen die weiteren Auseinandersetzungen keinen Zweifel.

Murray und Irvine weisen darauf hin, daß Seewasser dort am reichsten an Ammoniaksalzen ist, wo sich tierisches Leben am reichsten entfaltet, wie z. B. im Korallenmeer. Hier wird durch die hohe Temperatur die Zersetzung organischer Substanzen ganz besonders befördert, so daß reichlich Kalkkarbonat entsteht, welches nun den Korallen und Mollusken als geeignetes Baumaterial zur Verfügung steht. („Thus the whole of the lime-selts in seawater may under these circumstances be changed into carbonate and in this way be presented to the coral and shell builders in the form suitable for their requirements.")

Noch bedenklicher erscheint dann die hypothetische Annahme, daß die betreffenden Organismen auch während ihres Lebens beständig kohlensaures Ammoniak abscheiden. Dieselbe stützt sich im wesentlichen auf folgende Beobachtung. Es wurde der frische „Saft" von lebenden Austern gesammelt und sofort untersucht. Er schien eine „Mischung von Lymphe mit unverändertem Seewasser" zu sein. Sein specifisches Gewicht war 1,023, was eine beträchtliche Beimischung von

Digitized by Google

frischem oder Flußwasser andeutete. Diese Flüssigkeit enthielt im Liter 0,1889 g mehr Kalksalze, als im Seewasser von demselben specifischen Gewicht vorhanden sind. Ihr Alkoholgehalt war um 0,2581 g pro Liter größer als der des Seewassers von demselben specifischen Gewicht. Diese Flüssigkeit enthielt somit eine Anhäufung von Kalksalzen (in Ueberschuß über die im Seewasser vorhandenen) von 0,1889 g pro Liter, deren größter Teil als Karbonat in Lösung war, „wahrscheinlich in einem amorphen oder hydrierten Zustande" (? B.). „Offenbar ist dies verursacht durch eine direkte Absonderung von Ammoniumkarbonat durch die Zellen des lebenden Tieres, welches, auf das Kalksulfat des Seewassers reagierend, imstande ist, $^9/_{10}$ der vorhandenen löslichen Kalksalze als Karbonat auszufällen." In der That wurden in dem Austernsaft Ammoniaksalze in großem Ueberschuß über die im gewöhnlichen Seewasser vorhandenen gefundenen. Selbst wenn man dies zugeben will, scheint doch noch ein weiter Schritt zu der Hypothese einer ständigen Ammoniakabsonderung seitens des Tieres zu sein; auch sieht man absolut nicht ein, was der „Saft" der Auster mit der Schalenbildung zu thun haben soll, da doch die Schale sicher nicht als ein Sediment des „Saftes" angesehen werden kann.

Nicht minder wird man gegen Aufstellungen protestieren müssen, wie sie in folgendem Satze zum Ausdruck kommen: „Theoretisch giebt Harnstoff mit 2 Molekülen Wasser Ammoniumkarbonat. Wenn daher diese Substanz ein Stadium bei der Bildung des Harnstoffes ist, ist es wohl zulässig anzunehmen, daß bei den schalenbildenden Tieren die Schalenbildung in diesem Stadium erfolgt, ohne daß Harnstoff entsteht."

Wenn Murray und Irvine auf Grund solcher gänzlich unbegründeter und noch dazu höchst unwahrscheinlicher, um nicht zu sagen unmöglicher Hypothesen zu einer „völlig befriedigenden Erklärung des Phänomens der Korallenbildung" gelangt zu sein glauben, so muß man dies sicher als eine vollkommene Selbsttäuschung bezeichnen.

Es bedarf nicht einer eingehenden Kritik, um zu erkennen, wie wenig Steinmann Grund hatte, gerade diese Arbeit als eine wesentliche Stütze seiner eigenen Theorien anzusehen.

Bei diesem Stande der Dinge schien es mir nicht ohne Belang, mir durch eigene Untersuchung ein Urteil über die so

Digitized by Google

überaus merkwürdigen Vorgänge bei der Schalenbildung der Mollusken zu verschaffen. Wenn ich mir nun auch nicht schmeicheln darf, zu einer völlig befriedigenden Lösung des schwierigen Problems gelangt zu sein, so dürfte es nun doch wohl möglich sein, die Fragen schärfer zu formulieren und bei weiterer Forschung von einer gesicherten Grundlage auszugehen. Ich mußte mich leider nur zu bald überzeugen, daß eine solche bisher weder auf physiologischem noch auch auf morphologischem Gebiete existiert. Das erstere konnte füglich nicht in Erstaunen setzen, da sich ja Physiologen in der Regel von solchen Fragen mit leider nur allzugroßer Scheu zurückzuhalten pflegen. Das andere aber mußte in Anbetracht der großen Zahl von Arbeiten, welche sich mit Bau und Bildung der Molluskenschalen befassen, einigermaßen überraschen. In erster Linie machte sich hier der Mangel einer eingehenderen optischen Untersuchung der Schalensubstanz sehr fühlbar, aber auch in Bezug auf die feinere Struktur, den elementaren Aufbau der Schale sowie deren Entwickelung blieb gerade bei den mir allein zur Verfügung stehenden Objekten (unsere Land- und Süßwasserschnecken und Muscheln) noch viel zu thun übrig. Ich bin mir wohl bewußt, wie wenig es berechtigt wäre, die Ergebnisse, zu denen ich bei Untersuchung so weniger Arten gelangte, zu verallgemeinern. Indessen bin ich doch der Meinung, daß im Prinzip wenigstens ein Unterschied zwischen den betreffenden Verhältnissen bei Süß- und Seewassergastropoden um so weniger anzunehmen sein dürfte, als, wie ich mich überzeugt habe, ein solcher nicht einmal zwischen Land- und Süßwasserschnecken besteht. Dasselbe dürfte in vielleicht noch höherem Grade von Lamellibranchiern gelten.

I. Der feinere Bau der Muschelschalen (Anodonta, Pinna, Meleagrina).

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Lamellibranchiern und zwar besonders jenen Formen, deren Schale aus nur zwei Schichten oder Lagen besteht, die sich hinsichtlich ihres Baues ganz wesentlich voneinander unterscheiden, und die den betreffenden Schalen daher ein außerordentlich charakteristisches Gepräge verleihen. Diesem Typus gehören neben einer großen Zahl von Seemuscheln vor allem auch unsere Süßwasser-Najaden an. Erwünschte Vergleichsobjekte lieferte mir außer-

Digitized by Google

dem eine Sammlung vorzüglicher Schliffpräparate von Pinna und Meleagrina, welche ich der großen Liebenswürdigkeit Sr. Excellenz des Herrn Geheimrates v. KÖLLIKER verdanke. Dieselben boten mir namentlich für die optische Untersuchung ein überaus wertvolles Material.

Die ersten genaueren Untersuchungen über den feineren Bau der Molluskenschalen verdanken wir bekanntlich zwei englischen Forschern, BOWERBANK und CARPENTER, welche um die Mitte des Jahrhunderts ihre grundlegenden Arbeiten veröffentlichten. Beide kamen zu dem Resultat, daß die Schale organisiert ist, und hielten die Grundlage der Organisation für eine celluläre, hauptsächlich verleitet durch die ganz besondere Struktur der obersten (äußeren) Kalkschicht der Muscheln. BOWERBANK schreibt der Schale eine knochenähnliche Struktur zu, die dadurch zustande kommen soll, daß kohlensaurer Kalk in den Zellen der Häute abgesetzt wird, aus denen die Schale besteht, oder daß die kalkführenden Zellen bei spärlicher Entwickelung der häutigen Teile sich zusammenhäufen und verschmelzen. CARPENTER wieder betrachtet die Schalen als entstanden durch Metamorphose (Verkalkung) der Epithelzellen des Mantels, so daß sie gewissermaßen ein Gewebe darstellen, eine Ansicht, zu welcher ihn das Flächenbild der Außenschicht von Pinna fast notwendig führen mußte.

Hier besteht fast die ganze Schale mit Ausnahme eines nur dünnen Ueberzuges auf dem ältesten Teil der inneren Oberfläche aus prismatischen Kalkgebilden, welche wie Basaltsäulen nebeneinander liegen. Man kann sich von dieser bemerkenswerten Struktur an Stückchen, die vom dünnen Rande der Schale abgebrochen wurden, ohne weiteres überzeugen.

„Von der Fläche gesehen, erkennt man eine zierliche Mosaik ziemlich regelmäßiger Sechsecke, welche unmittelbar an ein pflanzliches Parenchym oder an ein Plattenepithel erinnert. Die einzelnen Prismen stehen fast oder ganz senkrecht zu den beiden Hauptflächen der Schale, so daß deren Dicke an Stellen, wo die innere (Perlmutter-)Schicht fehlt, durch ihre Länge und deren beide Flächen durch ihre Enden gebildet werden. Man erhält noch eine befriedigendere Ansicht dieser Prismen, wenn man ein Plättchen so fein schleift, daß es ganz durchsichtig wird, wo man dann wahrnimmt, daß die Prismen selbst aus einer sehr homogenen Substanz zu bestehen scheinen, jedoch unter sich durch sehr bestimmte Flächen geschieden werden. Die Substanz der

Prismen ist im allgemeinen sehr durchsichtig, doch sieht man hier und da ein einzelnes, meist kleines Prisma, welches sogar bei einem nur $^1/_{400}$ Zoll dicken Plättchen noch von sehr dunkler Beschaffenheit ist. Diese Undurchsichtigkeit scheint aber davon herzurühren, daß einige Zellen stellenweise hohl und mit Luft gefüllt sind" (G. Rose, 5). Dieser völlig zutreffenden Schilderung G. Rose's habe ich bezüglich Pinna nichts hinzuzufügen und gebe in Fig. 1, Taf. I, eine Abbildung von einem Flächenschliff durch die Prismenschicht, welche die Verteilung und relative Größe der „schwarzen Zellen" sehr gut erkennen läßt. Der Deutung freilich, daß es sich hier um luftgefüllte Räume handelt, kann ich mich wenigstens für Anodonta, wo die dunklen Prismenquerschnitte an jedem Flächenbilde nahe der Schalenoberfläche viel zahlreicher, ja in der Ueberzahl erscheinen, aus später zu erwähnenden Gründen nicht anschließen. Ich gebe in Fig. 2 das Bild eines Präparates, welches den perlmutterfreien Schalenrand einer jüngeren Anodonta von außen gesehen darstellt. Man sieht, wie hier die hellen Prismen ähnlich vereinzelt zwischen den viel zahlreicheren dunklen stehen, wie es umgekehrt von den dunklen bei Pinna gilt. Jeder Flächenschliff, welcher die oberste, unmittelbar unter der Cuticula („Periostracum") gelegene Schicht der Prismen der Beobachtung zugänglich macht, liefert bei Anodonta dasselbe höchst charakteristische Bild. Man erkennt hier auch auf den ersten Blick, daß es sich nicht um lufterfüllte Hohlräume, sondern um eine wirkliche dunkle Pigmentierung handelt, deren Farbenton zwischen Hellgrau, Bräunlichgelb und tiefem Schwarz wechselt. Je tiefere Schichten der Prismenlage durch den Schliff bloßgelegt sind, desto seltener findet man gefärbte Prismenquerschnitte, auch ist dann die Färbung bei Anodonta niemals schwarz, sondern meist heller oder dunkler braun. Häufig findet man kleine dunkle und viel größere und zugleich spärlichere helle, farblose Prismen in sehr charakteristischer Anordnung, indem die ersteren ringförmig, in mehrfacher Lage um die vereinzelten großen Prismen gruppiert erscheinen (Fig. 2). Nach Moynier de Villepoix (6) soll die dunkle Färbung vieler Prismen von Anodonta durch Ablagerung von körnigem Pigment zwischen je 2 Querstreifen bedingt sein (l. c. p. 479). Ich habe mich davon nicht überzeugen können.

Betrachtet man einen Querschliff durch die Prismenschicht von Pinna, der parallel mit den Achsen der Prismen geführt

Digitized by Google

wurde, so sieht man, daß, während viele Prismen durch die ganze Dicke der Schicht, und wo diese die Schale allein bildet, dieser letzteren hindurchgehen, andere sich zwischen diesen zuspitzen und auskeilen. Jeder solche Schliff läßt auch sofort die außerordentlich verschiedene Dicke der Prismen erkennen (Fig. 3), die ja auch schon auf Flächenschliffen auffällt. Querschnitte zeigen nun, daß die langen Prismen im allgemeinen von der Schalenoberfläche nach innen hin an Dicke zunehmen und daß gleichzeitig in derselben Richtung die Zahl der kurzen, spitz endigenden (sich auskeilenden) Prismen abnimmt. In Bezug auf den ersteren Punkt muß ich jedoch ausdrücklich bemerken, daß, wie ich mich an einem Präparat mit völlig isolierten Prismen von Pinna überzeugt habe, vielfach ein Wechsel der Dicke in der Kontinuität eines und desselben Prismas vorkommt; namentlich an sich auskeilenden Individuen habe ich häufig eine plötzliche und unvermittelte Abnahme des Querschnittes etwas über der spitzen Endigung beobachtet. Ein sehr langes, anscheinend ganz unversehrt isoliertes Prisma war in der Mitte am dicksten und verlief nach beiden Enden hin (ohne auszukeilen) schmal. Der unmittelbare Einfluß der nächst benachbarten Prismen wird in jedem solchen Falle am meisten maßgebend sein und prägt sich auch sehr schön in den oft vorhandenen Kannellierungen aus, in welche ursprünglich zweifellos auskeilende Prismen der Umgebung paßten. Dadurch gewinnen die Enden größerer, auskeilender Prismen oft ganz das Aussehen kantiger Lanzenspitzen. Man hat es demnach in der Nähe der Schalenoberfläche mit einer fast zusammenhängenden Lage schmaler und kurzer Prismen zu thun, von denen bei weitem die meisten sozusagen unterwegs endigen, d. h. die innere Begrenzungsfläche der Prismenschicht nicht erreichen. Es ist infolgedessen die Zahl der Prismen innerhalb einer gegebenen Fläche nahe der Schalenoberfläche viel größer als in der Mitte oder gar in der Nähe der inneren Begrenzungsfläche. Prägt sich dieses Verhalten schon ganz deutlich bei Pinna aus, so ist es doch noch unvergleichlich viel auffälliger bei der Perlmuschel (Margaritana margaritifer), wo die Prismenschicht vielfach nicht eine einheitliche Lage darstellt, sondern aus mehreren ganz scharf voneinander abgesetzten Etagen besteht, von denen jede einzelne offenbar einer gewissen Wachstumsperiode der Schale entspricht (Fig. 3).

Hier sieht man nun sehr klar, wie jede solche Teilschicht der ganzen Prismenlage an der von dem inneren Perlmutterüberzug abgekehrten, also der Schalenoberfläche näher liegenden Fläche mit ganz kurzen, nur als kegelförmige Warzen nach innen vorspringenden Prismen beginnt, zwischen welchen sich alle möglichen Stadien auskeilender, längerer Formen finden, während nur relativ wenige Prismen beide Grenzflächen einer solchen „Etage" berühren.

Die Prismenschicht besteht somit nicht allein aus wirklichen Prismen, sondern zum guten Teil aus kegelförmigen oder, mit Rücksicht auf die mehrflächige Begrenzung, aus pyramidenförmigen Gebilden von sehr verschiedener Länge. In seinem merkwürdigen, an richtigen Beobachtungen wie falschen Theorien gleich reichen Buche über „nicht celluläre Organismen" hat Nathusius-Königsborn (7) diese Verhältnisse bereits ganz richtig abgebildet (l. c. Taf. XII, Fig. 60). In Fig. 57 A und B, Taf. XI, giebt er ferner auch Abbildungen von Flächenschliffen durch die Prismenschicht, einmal dicht über der Grenze des Perlmutters und dann unmittelbar unter der äußeren Schalenfläche. Man erkennt beim Vergleich die außerordentliche Reduktion der Prismenzahl, sowie auch die Vergrößerung des Querschnittes der einzelnen Individuen in der Richtung von außen nach innen.

Die nächstliegende Deutung dieser Strukturverhältnisse dürfte wohl die sein, daß ursprünglich bei der Bildung einer Prismenschicht immer viel mehr Prismen angelegt werden, als schließlich zur vollen Entwickelung gelangen. Ein nicht unbeträchtlicher Teil derselben bleibt sozusagen rudimentär und bildet dann jene längeren und kürzeren Kalkpyramiden.

Je mächtiger die Prismenschicht in einem gegebenen Falle überhaupt entwickelt ist, desto deutlicher werden sich die geschilderten Strukturverhältnisse im allgemeinen ausprägen. Daher machen sie sich auch viel weniger geltend bei den relativ dünnschaligen Anodonten, obschon sie auch hier in jedem einzelnen Falle ohne Schwierigkeit zu konstatieren sind. In der Nähe der Schalenoberfläche erscheinen die Elemente der Prismenschicht bei Anodonta häufig nicht regelmäßig begrenzt und im Querschnitt polygonal, sondern vielfach unregelmäßig eingekerbt und selbst tief eingeschnitten oder gelappt (Fig. 4).

Wenn G. Rose (l. c.) die Prismen als aus „einer sehr homogenen Substanz" bestehend beschreibt, so kann damit nur das Aussehen des Querschnittes gemeint sein, da die Längsansicht die

Digitized by Google

Nicht-Homogenität sofort verrät. An genügend dünnen Schliffen, noch besser an völlig isolierten Prismen von Pinna[1]) erkennt man schon bei schwächerer Vergrößerung leicht eine regelmäßige und äußerst zierliche Querstreifung, welche den Prismen völlig das Aussehen von quergestreiften Muskelfasern giebt. Die Streifen sind sehr zart und liegen für kurze Strecken in ganz gleichen Abständen voneinander, dabei ist die Streifung bald enger, bald weiter, oft so außerordentlich fein, daß ich sie mit Objektiv D (Zeiß) noch nicht aufzulösen vermochte und der ganze Abschnitt den Eindruck eines verwaschenen grauen Bandes machte. An anderen Stellen wieder liegen die Querstreifen weit voneinander entfernt, so daß ein und dasselbe Prisma in verschiedenen Segmenten bezüglich der Querstreifung ein sehr wechselndes Bild bietet. Oft wechseln weit gestreifte mit eng gestreiften Zonen auf längere Strecken hin ganz regelmäßig ab und man erhält täuschend den Eindruck, wie von einer Muskelfaser mit fixierten Kontraktionswellen. Ausnahmslose Regel ist es, daß in einem und demselben Querschliff die Querstreifung durch alle miteinander noch im Zusammenhang stehende Prismen in gleicher Weise hindurchgeht, woraus sich die Gleichzeitigkeit der Bildung dieser Strukturen ohne weiteres ergiebt. Daß es sich bei dieser Schichtung um eine regelmäßige Aufeinanderfolge physikalisch und, wie gleich hinzugefügt sei, auch chemisch verschiedener Substanzen handelt, welche wie die Verdickungsschichten einer Pflanzenzellenmembran successive von innen her abgelagert werden, kann nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein.

Alle die geschilderten Strukturverhältnisse finde ich mit voller Deutlichkeit auch an den isolierten, riesig entwickelten, scharfkantigen Prismen einer fossilen Pinna ausgeprägt, welche ich in der Sammlung v. KÖLLIKER's gefunden habe.

Die schon hervorgehobene Aehnlichkeit der Prismen mit quergestreiften Muskelfasern wird noch dadurch wesentlich gesteigert, daß sich neben der beschriebenen Querschichtung zugleich auch eine längsfaserige Struktur an vielen Stellen sehr deutlich bemerkbar macht. An einem Querschliff der Prismen-

---

1) Es liegt mir ein wundervolles derartiges Präparat vor, das ich der Güte des Herrn Geh.-Rat v. KÖLLIKER verdanke, dessen Herstellungsmethode mir nicht bekannt ist. Es zeigt ganz isolierte lange Prismen und Stücke von solchen ohne jede Spur organischer Zwischensubstanz (Fig. 5).

schicht von Pinna aus der v. KÖLLIKER'schen Sammlung stellt sich dieselbe als eine Streifung dar, welche durch die ganze Dicke der Prismen verfolgt werden kann und vielfach nicht parallel der Längsachse verläuft, sondern gegen dieselbe sehr merklich geneigt ist. Manchmal ist diese Neigung so beträchtlich, daß man von einer neben der Querstreifung bestehenden Schrägstreifung sprechen kann. Alles dies weist auf eine sehr komplizierte innere Gliederung der Prismensubstanz hin.

So sehr nun die Prismen der verschiedensten Muscheln in der Längsansicht, namentlich aber im isolierten Zustande in ihrer Totalität einen sozusagen „mineralischen" Eindruck machen und ohne nähere Untersuchung zweifellos als einheitliche Krystallindividuen aufgefaßt würden, so überzeugt man sich doch leicht, daß jedes einzelne Individuum nicht nur von organischer Substanz umhüllt, sondern auch reichlich von solcher durchsetzt wird. Löst man nämlich den Kalk durch vorsichtige Behandlung mit Säuren weg, so bleibt, wie seit lange bekannt, ein Gerüst oder Skelett übrig, welches in allen Details das ursprüngliche Prisma wiederholt. Handelt es sich um einen Schliff parallel der Schalenfläche, also senkrecht zur Längsachse der Prismen, so bleibt die polygonale Felderzeichnung völlig erhalten, und jedes Feld erscheint von den benachbarten durch eine bräunlichgelbe Zwischensubstanz getrennt, welche meist ziemlich reichlich vorhanden ist und an einem mir vorliegenden Präparat von Pinna vollkommen homogen erscheint. Die Aehnlichkeit mit einem Querschnitt durch ein verholztes Pflanzenparenchym ist in solchem Falle außerordentlich groß (Fig. 6), und man kann sich nicht wundern, wenn CARPENTER zu der Ansicht gelangte, daß die Prismen durch Verwachsung von Mantelepithelzellen entständen. Er läßt diese wie Knorpelzellen im Innern einer Intercellularsubstanz entstehen, welche in dem Maße, als die Zellen sich vergrößern, allmählich zurücktritt; hierauf sollen die Zellen Kalk in sich aufnehmen, um schließlich, sich gegenseitig abplattend, eine polygonale Gestalt anzunehmen.

An entkalkten Schliffen senkrecht zur Ebene der Schalen, also parallel zur Längsachse der Prismen, oder auch an dickeren Flächenschliffen, wo an etwas gedrückten Stellen Prismen im optischen Längsschnitt erscheinen, erkennt man auf deren Wänden ganz deutlich dieselbe Querstreifung, wie sie auch vor der Entkalkung sichtbar war (Fig. 7). Ich konnte mich jedoch an solchen Präparaten nicht mit Sicherheit davon überzeugen, ob es sich hier

um den optischen Ausdruck von organischen Querscheiben handelt, welche die ganze Dicke der betreffenden Prismas von Stelle zu Stelle durchsetzen, oder nur um ein Strukturverhältnis der organischen Längswände der Prismen. Die Resultate der optischen Untersuchung, auf welche ich noch zurückkomme, sprechen, soweit es sich um die feinen und feinsten Querstreifen handelt, entschieden für die letztere Annahme, obwohl es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß gewisse dickere Querlinien in der That organischen Querscheidewänden entsprechen, die längere Segmente der Prismen voneinander trennen.

An stark mit Chromsäure geätzten Querschliffen der Prismenschicht von Meleagrina tritt nach NATHUSIUS-KÖNIGSBORN die lamelläre Schichtung sehr deutlich hervor. „Die Masse, welche von den Septen (d. h. Prismenwänden) eingeschlossen wird, hat eine körnige Beschaffenheit angenommen und ist dadurch ziemlich undurchsichtig geworden, und in derselben sieht man bei tiefer Einstellung helle, zarte Querstreifen, welche den dunkeln Linien entsprechen, die in den ungeätzten Schliffen die Lamellen bezeichnen" (l. c. Taf. XII, Fig. 61). An gänzlich entkalkten Partien sieht man vielfach an Stelle der erwähnten hellen Streifen matte dunkle Linien, welche sich aber nur schwach abheben. Es würde sich demgemäß nicht um bloße Spalten handeln, sondern um Membranen, die nach vollständiger Einwirkung des Lösungsmittels zurückbleiben (NATHUSIUS, l. c. S. 88).

Sowohl diesen, wie insbesondere auch der die Prismen miteinander verbindenden Conchiolinmasse kommt nach NATHUSIUS-KÖNIGSBORN bei Meleagrina und auch in anderen Fällen eine besondere Struktur zu. An den organischen Prismenscheidewänden prägt sich dies durch eine, an Balsampräparaten oft tief schwarz erscheinende, grobe Querstreifung aus, welche offenbar einer gleichen Schichtung des kalkigen Inhaltes entspricht und von NATHUSIUS auf das Vorhandensein von lufterfüllten, untereinander parallelen Kanälchen innerhalb der Prismenwände bezogen wird. Darauf scheint vor allem der Umstand hinzuweisen, daß die Streifen nicht an allen Stellen schwarz aussehen, und daß ein und derselbe Streifen teilweise dunkel, anderenteils hell, bisweilen aber auch in eine Reihe von Strichen oder Punkten aufgelöst erscheint. Am allerdeutlichsten soll, wie NATHUSIUS bemerkt, die fragliche Struktur an Stellen hervortreten, wo es ein günstiger Zufall ermöglicht, an Schliffen die organische Hülle der Prismen im optischen Längsschnitt zu sehen. An einem mir vor-

liegenden Präparat sind solche Stellen sehr zahlreich zu finden, die auch genau das Bild liefern, wie es Nathusius auf Taf. XII seines Werkes in Fig. 58 C darstellt. In der Deutung desselben kann ich jedoch mit ihm nicht übereinstimmen. Ich finde an einem vortrefflichen, entkalkten Querschliff der Prismenschicht von Meleagrina die einzelnen Elemente in Form und Struktur in allen wesentlichen Punkten völlig erhalten (Fig. 7). Betrachtet man ein solches Prisma oder, wie es wohl richtiger heißen würde, eine solche Prismenhülle bei stärkerer Vergrößerung, so erkennt man sofort, daß die am unentkalkten, in Balsam eingeschlossenen Präparate schwarz erscheinenden Querlinien hier bei Beobachtung unter Glycerin deutlich als helle Spalten hervortreten, und könnte hierüber noch ein Zweifel bestehen, so würde er durch den Umstand beseitigt, daß den Spalten entsprechend an zahlreichen Stellen des Präparates eine wirkliche Trennung der Conchiolinhülse in übereinander liegende ring- oder gürtelförmige Segmente erfolgt ist. Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß diese ziemlich gleich breiten Reifen schon ursprünglich ganz voneinander getrennte Gürtel darstellen, deren schmale Zwischenräume sich leicht mit Luft füllen. Außer der dadurch herbeigeführten groben Segmentierung der Prismenscheidewände prägt sich an denselben auch noch in allen Details jene feinere und feinste Querstreifung aus, die an den unentkalkten Prismen so deutlich hervortritt.

Wie die trennenden Scheidewände eines Pflanzenparenchyms den verschmolzenen Cellulosehüllen je zwei benachbarter Zellen entsprechen, so verhält es sich auch bei dem Conchiolingerüst der Prismen, und da, wie schon bemerkt, die Querschichtung in allen Elementen in ähnlicher Weise übereinstimmt, wie etwa die Querstreifung der Fibrillen einer und derselben Muskelfaser, so treffen natürlich auch jene Spalten benachbarter Prismenwände genau aufeinander. Daß es daher auf diese Weise zur Entstehung ganz schmaler, ringförmiger Lücken (Spalten) innerhalb der gemeinsamen Zwischensubstanz kommen muß, ist nicht zu bezweifeln. Was aber die Bilder anlangt, die v. Nathusius als Längsschnitte der Prismenscheidewände deuten zu sollen glaubt, so handelt es sich dabei sicher um nichts anderes als um die Seitenränder von Prismen, welche so angeschliffen sind, daß die Vorderwand fehlt und die von hinten her (d. h. der vom Beobachter abgekehrten unteren Fläche im Präparate) aufgebogenen Seitenwände mit ihren

Digitized by Google

lufterfüllten Spalträumen im optischen, etwas schrägen Längsschnitt gesehen werden.

Neben den ringsumlaufenden Spalten finden sich in den organischen Prismenscheidewänden bei Meleagrina an vielen Stellen auch runde, lufterfüllte Hohlräume von sehr wechselnder Größe, welche oft sehr dicht beisammenstehen und dann ganze Strecken der Prismen wie punktiert erscheinen lassen (Fig. 8). Diese Hohlräumchen sind an entkalkten Präparaten, wo sie nicht mit Luft gefüllt sind, viel schwerer zu sehen, und man thut gut, von der Anwendung starker Aufhellungsmittel abzusehen. Unter Wasser erscheinen gewisse Partien der Prismenwände geradezu schaumig oder wabig, und man erinnert sich unwillkürlich an jene weitverbreiteten Strukturen organischer und anorganischer Substanzen, welche von Bütschli in den letzten Zeiten zum Gegenstand so erfolgreicher Studien gemacht wurden. Von ähnlichen kleinen Hohlräumen sind nach v. Nathusius auch die Querscheidewände der Prismen durchsetzt. „Stellt man . . . genau auf die Oberfläche eines Flächenschliffes durch die Wabenschicht (d. h. Prismenschicht) von Meleagrina ein, daß die Konturen der Septen in voller Schärfe erscheinen, so zeigt der Inhalt des Netzes, welches durch ihre Querschnitte gebildet wird, nur eine gewisse Trübung und Unklarheit. Senkt man nun allmählich den Tubus, so tritt plötzlich ein Moment ein, wo in diesem Inhalt eine Lage ganz feiner, dunkler Körnchen von ziemlich unregelmäßiger Gestalt und meistens unter 0,5 μ Durchmesser sichtbar wird. . . . Beim weiteren Senken des Tubus werden sie hell, sind also Hohlräumchen. Ihr gleichzeitiges Ein- und Austreten aus dem Focus beweist, daß sie eine horizontale Lage bilden und nicht etwa in der Masse zerstreut sind, was vollständig mit dem Bilde der Querschliffe übereinstimmt, und ist durch eine solche Koincidenz aller Beobachtungen wohl zur Genüge nachgewiesen, daß auch die lamelläre Schichtung durch feine, organisierte, mit Hohlräumchen versehene Membranen bewirkt wird, daß also hier noch eine zweite Septierung vorliegt, und die . . . Prismen solche eigentlich nicht sind, sondern, wie eine Geldrolle die einzelnen Geldstücke umschließt, aus einem System übereinander liegender dünner Scheibchen gebildet werden, welche durch parallel gespannte Membranen voneinander gesondert sind“ (Nathusius, l. c. S. 89).

Auch v. Gümbel (8) giebt an, daß er sich an entkalkten,

zerfetzten Prismen auf das bestimmteste von dem Vorhandensein solcher Querwände überzeugt habe, „welche nach dem Aetzen neben unregelmäßigen Fältchen mit kleinsten, netzförmigen, meist eckigen Grübchen dicht besetzt erscheinen, vor dem Aetzen aber fein punktiert sich erweisen". Es ist leicht ersichtlich, daß bei rascher und energischer Säurewirkung die zarten, quer durch die Prismen hindurchziehenden Scheidewände infolge der lebhaften Gasentwickelung leicht zerrissen werden, so daß in solchem Falle der Innenraum hohl oder nur mit schwachen Resten der Querhäutchen hier und da versehen erscheint.

Bei Anodonta, besonders in der Nähe des Schalenrandes, ist die organische Grundmasse bisweilen nicht nur in Form von Querscheidewänden entwickelt, sondern es finden sich auch Längssepten, welche von der Peripherie her mehr oder weniger tief in die Substanz der Prismen einschneiden und so eine Art von Kanellierung oder Faltung derselben erzeugen (Fig. 4 und 9). Es war schon oben von jenen eigentümlichen Querschnittsbildern die Rede, wo die Begrenzungslinie der Prismen nicht polygonal oder kreisförmig, sondern unregelmäßig gelappt und gefaltet erscheint. Denkt man sich die so entstehenden Längsspalten mit Conchiolin ausgefüllt, so erhält man die eben erwähnten, parallel der Prismenachse verlaufenden Septen, welche aber niemals die Achse selbst erreichen. In Fig. 9 gebe ich die Abbildung von zwei durch Säure entkalkten Präparaten, an welchen diese ziemlich verwickelten Strukturverhältnisse sehr klar hervortreten.

Die Conchiolinmasse als eigentliche Grundsubstanz der Schalen erscheint in den von mir untersuchten Fällen niemals ganz farblos, sondern stets mehr oder weniger intensiv gefärbt. Der Farbenton wechselt speciell bei Anodonta sowohl bei verschiedenen Individuen, wie auch an verschiedenen Stellen einer und derselben Schale innerhalb sehr weiter Grenzen, zwischen Gelb, Grün, Braun, Grau und Schwarz. In der Regel scheint die Färbung der Muscheln, wenn nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise an die organische Grundsubstanz der Schalen gebunden zu sein; doch giebt es Fälle, wo sicher auch die Prismen selbst gefärbt erscheinen. Inwieweit dies bei der sog. „blauen Schalenschicht" von Mytilus der Fall ist, ist mir aus eigener Anschauung nicht bekannt. Da aber thatsächlich nur der Prismenlage eine blaue oder an jüngeren Tieren violette Farbe zukommt, während der äußerste nicht verkalkte Schalenüberzug (Periostracum) nach Nathusius dunkel-olivengrün oder auch leuchtend gelb-

rot erscheint, so dürfte die blaue Färbung wohl hauptsächlich der Kalkmasse der Prismen zugehören, da, wie später gezeigt werden wird, ein prinzipieller Unterschied zwischen der „Cuticula" der Schalen (dem Periostracum) und der Substanz der Prismenscheidewände nicht existiert.

An einem großen Schliff durch die Schale von Pinna nigrina, senkrecht zur Längsachse der Prismen, erscheinen innerhalb größerer Bezirke die Querschnitte mehr oder weniger tief rosenrot gefärbt, und zwar anscheinend in ganz diffuser Weise. Ein zweites, gleichartiges, aber entkalktes Präparat der v. KÖLLIKER'schen Sammlung zeigt jedoch, daß die Pigmentierung in diesem Falle ganz vorwiegend der organischen Grundsubstanz (den Prismenwänden und Querscheiben) zukommt, da dieselben auch nach der Entkalkung noch einen ganz ähnlichen Farbenton erkennen lassen. An den kleinen grauen bis schwarzen Prismen der äußersten Schalenlage von Anodonta, unmittelbar unter der Cuticula, läßt sich endlich zeigen, daß die Pigmentierung teils der Kalkmasse der Prismen, teils aber auch der organischen Zwischensubstanz zukommt. Man findet nämlich auch nach Entfernung des Kalkes die gleichen Verschiedenheiten der Helligkeit der Prismenquerschnitte erhalten, allerdings aber in wesentlich geringerer Schärfe ausgeprägt. Es ist dies zugleich ein weiterer und ganz schlagender Beweis dafür, daß die „black cells", wenigstens in dem eben erwähnten Falle, nicht durch lufthaltige Räume erzeugt werden. Aehnlich wird es sich wohl auch bei den in verschiedenen Nuancen gelblich bis braun gefärbten Prismen verhalten, welche sich allenthalben bei Anodonta finden. Sehr häufig erscheint hier die Schale bei jüngeren Exemplaren schön flaschengrün gefärbt. Nach Entkalkung findet man in jedem solchen Falle nicht nur den äußersten Ueberzug der Schale (das Periostracum), sondern auch die Scheidewände der Prismen in gleicher Weise schön gefärbt, so daß die Gesamtfärbung hier sicher nicht auf eine Pigmentierung der Prismen selbst, sondern lediglich auf eine solche der Zwischensubstanz zu beziehen ist.

Während in den bisher genannten Fällen die Schale innerhalb einer mehr oder weniger breiten Randzone lediglich aus dem rein organischen Oberhäutchen (Cuticula, Periostracum) und der darunter gelegenen Prismenschicht besteht, wird diese letztere innen weiterhin von der bisweilen zu großer Mächtigkeit gelangenden Perlmutterschicht überwallt, deren völlig verschiedene

Digitized by Google

Struktur ein, wie mir scheint, sehr wichtiges Moment für die Beurteilung der Schalenbildung überhaupt darstellt. Denn faßt man die Schale als ein Produkt des Mantels auf, so beweist der Umstand, daß verschiedenen Bezirken der Manteloberfläche entsprechend die Eigenschaften dieses Produktes total andere sind, zur Genüge, daß die Bildung der Schalensubstanz nicht unabhängig vom Tierkörper erfolgt, sondern in engster Beziehung zur Thätigkeit specifischer lebendiger Zellen steht.

Seit lange ist es bekannt, daß die Perlmuttersubstanz aus übereinander geschichteten dünnen Lamellen besteht. Bei Pinna nigrina, wo die Perlmutterlage vom Schlosse aus kaum bis zur Hälfte der Prismenschicht reicht, wird sie nach G. Rose von „äußerst dünnen, durchsichtigen Blättern gebildet, die teils glatt, teils mehr gerunzelt übereinander liegen. Die Falten liegen in mehr oder weniger parallelen Richtungen nebeneinander". Auf diesen Umstand führt Rose und mit ihm fast alle späteren Autoren das sehr charakteristische Aussehen von Flächenschliffen durch die Perlmutterschicht zurück, welche regelmäßig „ein System feinzackiger Linien zeigen, welche mannigfach wechselnde Figuren bilden, weil die Schliffebene die Blättchen in ihren Falten oder Wellen schneidet" (Nathusius).

Dieser Auffassung entspricht auch die Beschreibung, welche (1862) Bronn in seinen Klassen und Ordnungen von der histologischen Struktur der Perlmutterschicht giebt (Bd. III, 1. Abt., S. 346). Nach ihm besteht dieselbe „aus zahllosen, äußerst dünnen Blättchen, welche vom Schlosse aus um so weiter nach dem gegenüberstehenden Schalenrand reichen, je jünger sie sind, d. h. je weiter zur Zeit ihrer Entstehung dieser Rand schon vom Schlosse entfernt gewesen ist. Ihre Anzahl wächst daher mit dem Alter und der Dicke der Perlmutterschicht. Ihre Ränder decken sich nicht, sondern liegen treppenartig übereinander, indem jedes spätere Blättchen dieser Art seinen Rand über den des vorangehenden hinausschiebt. Diese Blättchen sind ferner nicht eben, sondern fältelig, in dessen Folge die Ränder keine einfachen, sondern wellige und zackige, ganz unregelmäßige Linien bilden" (l. c. p. 346).

Mit dem Bilde eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz mit seinen zahlreichen, mehr oder weniger parallel nebeneinander herlaufenden Zickzacklinien ist nun, wie E. Ehrenbaum (9) hervorgehoben hat, das Aussehen eines Querschliffes schwer

Digitized by Google

in Einklang zu bringen. „Man bemerkt hier regelmäßig als Ausdruck einer lamellären Schichtung Systeme von äußerst zahlreichen, fast ganz gerade und parallel untereinander verlaufenden Linien, die bei ihren geringen Abständen voneinander oft eine solche Feinheit zeigen, daß sie jeder Wiedergabe durch die Zeichnung zu spotten scheinen“ (vergl. Taf. I, Fig. 3) An vielen Stellen sollen die parallelen Linien der Lamellen durch senkrechte Querwände miteinander verbunden sein, wodurch das Ganze ein „auffallend backsteinartiges Aussehen“ erhält.

Durch ein höchst eigenartiges Strukturverhältnis der unmittelbar unter den jüngsten Perlmutterlagen in der Nähe des Schalenrandes gelegenen Prismen ist nun, wie ich glaube, Ehrenbaum zu einer ganz irrtümlichen Auffassung des Baues und der Bildungsweise der Perlmutterschicht gekommen. Ich halte mich zu dieser Meinung berechtigt, weil das, was ich bei Anodonta sehe, mit dem, was Ehrenbaum von Mytilus beschreibt und abbildet, annähernd übereinstimmt.

„Wenn man eine genügend junge und durchsichtige ganz frische Schale (von Mytilus) von innen betrachtet, so bemerkt man nach Ehrenbaum mit dem Mikroskop auf der Oberfläche höchst eigentümlich begrenzte Schalenteile, die zwischen und in ihrer Substanz entsprechend begrenzte Räume frei lassen und also keine kontinuierliche Schicht bilden“ (l. c. Fig. 4).

Es sollen nun diese Gebilde dadurch entstehen, „daß — vielleicht abwechselnd — immer nur einzelne Bezirke der secernierenden Epithelzellen (der Manteloberfläche) in Funktion sind“. Ehrenbaum giebt sogar an, es sei ihm bei Anodonta (wo er also offenbar analoge Strukturen fand) gelungen, „das Epithel noch im Zusammenhang mit diesen seltsamen Bildungen darzustellen“. „Beim Fortgang des Absonderungsprozesses werden dann auch die anfänglich frei gebliebenen Stellen mit Sekretionsmasse angefüllt. Dadurch ist dann aber gleich von vornherein der Grund zur Septierung jeder einzelnen Lamelle gegeben und man versteht, weshalb dieselben mit Leichtigkeit stets jene Zickzackbegrenzung annehmen, beim Schleifen ebensowohl, wie beim einfachen Zerbrechen.“ Die zahllosen parallelen Zickzacklinien eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz würden demnach nur „durch die im Verhältnis zur Dünne der Schichten unvollkommene Schleifmethode hervorgerufen, wodurch die Ränder alle herausgebrochen werden“. Sie „sind also nicht, wie meist angegeben wird, ein Ausdruck der

Digitized by Google

welligen Biegungen der Lamellen; denn die Lamellen sind gar nicht gebogen, wie der Querschnitt zeigt, sondern sie verlaufen fast ganz eben in einer Furche".

So unzweifelhaft richtig dieser letztere Satz ist, so wenig kann ich der Behauptung Ehrenbaum's beistimmen, daß die Perlmuttersubstanz innerhalb jeder einzelnen Lamelle diskontinuierlich abgelagert wird. Ich muß aus diesem Grunde noch etwas näher auf die Beziehungen zwischen Prismen- und Perlmutterschicht eingehen.

Wenn man eine größere Zahl jüngerer Anodonten-Schalen durchmustert, die noch ausreichend dünn und durchscheinend sind, um nach Abschaben der gefärbten Cuticula unmittelbar eine mikroskopische Untersuchung zu gestatten, so bemerkt man bei Betrachtung des Schalenrandes von innen her in sehr vielen, man kann vielleicht sagen in der Mehrzahl der Fälle, dicht unter den jüngsten Perlmutterschichten, ein System dunkler, mäandrischer Linien von ziemlicher Breite und dunkler Färbung. So ohne weiteres ist es nicht ganz leicht, sich über die wirkliche Lage derselben zu orientieren, und man könnte sie bei Anwendung schwächerer Systeme ebenso gut für über wie unter der dünnen und durchsichtigen Perlmutterlage befindlich ansehen. Bei stärkerer Vergrößerung freilich überzeugt man sich sofort, daß es sich im gegebenen Falle um eine besondere Struktur der Prismenschicht handelt. Um diese nun genauer untersuchen zu können, habe ich ein Verfahren angewendet, welches sich mir auch in der Folge als ein Ersatz des langwierigen Schleifens sehr vorteilhaft erwiesen hat, indem es gestattet, in verhältnismäßig kurzer Zeit ganz dünne Lamellen in der Flächenrichtung eine Schalenstückes herzustellen. Es besteht in der Aetzung mit ziemlich starker Salzsäure, und zwar entweder nur von der Außen- oder Innenseite oder von beiden Seiten her, bis die genügende Dünne erreicht ist.

Speciell in dem eben erwähnten Falle wird das zu untersuchende Schalenstückchen von außen her angeätzt, indem man einen Tropfen Salzsäure in ein Uhrschälchen bringt und das gehörig getrocknete Schalenstück so auflegt, daß nur die äußere Oberfläche mit der Säure in Berührung kommt. Man muß natürlich den Säuretropfen oftmals erneuern und jedesmal die entkalkte Schicht durch Schaben mit einem Messer entfernen, bis die Strukturverhältnisse, auf deren Untersuchung es ankommt, hinreichend klar hervortreten. In Fig. 10 ist ein derartiges Präparat mit

Digitized by Google

möglichster Genauigkeit wiedergegeben. Es handelt sich um ein Stückchen des Schalenrandes von Anodonta, von der Innenseite her gesehen, nachdem von außen so viel weggeätzt wurde, daß nur die an die Perlmutterschicht grenzenden Prismenenden erhalten blieben. Man sieht, wie sich das gewöhnliche Bild der Prismenquerschnitte vom Rande her nach innen in höchst charakteristischer Weise verändert. Es handelt sich dabei vor allem darum, daß die Kalkmasse der Prismen in immer reichlicherem Maße von organischer Substanz durchsetzt wird. Zunächst entwickeln sich nur von einer oder wenigen Stellen der Peripherie her dünne Septen, oder es bildet sich ein organischer Achsenstrang. Indem weiterhin derartige Bildungen reichlicher auftreten, verlieren die Prismen schließlich vollständig ihren einheitlichen, individuellen Charakter und erscheinen aufgelöst in ein System kompliziert gefalteter Kalklamellen, deren Querschliff ein Bild liefert, welches im kleinen lebhaft an die gefaltete Oberfläche des Großhirns erinnert, wobei die Furchen der organischen Zwischensubstanz, die Windungen aber der Kalkmasse entsprechen. Vergleicht man dieses Bild mit dem, welches Ehrenbaum von der jungen Perlmuttersubstanz bei Mytilus giebt, so dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß es sich in beiden Fällen um dieselben Strukturen handelt.

Ich muß nochmals ausdrücklich betonen, daß der eben geschilderte eigentümliche Bau der Prismengrenzschicht in den Fällen, wo er überhaupt vorkommt, immer nur auf eine ganz bestimmte Zone in der Nähe des Schalenrandes, unmittelbar unter der jüngsten Perlmutterschicht beschränkt erscheint und wenigstens bei Anodonta niemals über die ganze Schale verbreitet vorkommt.

Es scheint sich dabei hauptsächlich um auskeilende Prismenschichten zu handeln, deren einzelne Elemente überhaupt nicht zu normaler Größe heranwachsen, sondern im jugendlichen Zustande von Perlmuttersubstanz überwallt und damit allem weiteren Wachstum entzogen werden.

Untersucht man Flächenschliffe aus anderen, älteren Schalenbezirken von Anodonta, welche es gestatten, die Grenzebene zwischen Prismen- und Perlmutterschicht zu überblicken, so bemerkt man, daß an manchen Stellen die Konturen der Prismen wie mit dunklen Knötchen besetzt erscheinen, welche, wie ein Querschliff lehrt, als optische Querschnitte kurzer, stäbchenförmiger Fortsätze anzusehen sind, mittels deren einzelne Prismen sozusagen in der Perlmuttersubstanz wurzeln. Auch bei Melea-

Digitized by Google

grina sind derartige, aus organischer Substanz bestehende „Füßchen" der Prismen von NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN (l. c.) beschrieben und abgebildet worden. Besonders mächtig entwickelt fand ich sie hier an Stellen, wo Prismenlagen in der Perlmutterschicht auskeilen (Taf. I, Fig. 3).

Was nun den Bau dieser letzteren anlangt, so muß vor allem daran festgehalten werden, daß jede einzelne der zahllosen parallel übereinander liegenden Lamellen eben und ungefaltet abgelagert wird und zwar, entgegen der Behauptung von EHRENBAUM, als kontinuierliche Schicht. Das oft beschriebene, charakteristische Bild eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz mit seinen zahlreichen parallelen, zierlich gezackten oder wellenförmig geschwungenen Linien (Fig. 11), deren gegenseitige Abstände nach den Rändern des Schliffes zu geringer werden, erklärt sich, wie ich glaube, ganz einfach bei Berücksichtigung des Umstandes, daß die Lamellen der Pertmuttersubstanz nicht eine ebene, sondern eine gekrümmte Fläche überziehen. Dazu kommt noch, daß vom Schloßrande, als dem ältesten Schalenteil der Muschel, ausgehend, jede folgende neugebildete Lamelle merklich über die nächstvorhergehende übergreift. Dementsprechend ist die Perlmutterschicht in der Wirbelhöhlung der Schale am dicksten, am Schalenrande am dünnsten. Das Uebergreifen der Lamellen bezw. ganzer Lamellensysteme erfolgt nun, wie man sich leicht durch Betrachtung der Perlmutterlage nach Abschleifen der Prismenschicht überzeugen kann, keineswegs in einer dem Schalenrande genau parallelen Linie, sondern es verläuft der Rand der Lamellen vielfach unregelmäßig geschwungen oder gezackt. Es ist klar, daß unter diesen Umständen jeder Flächenschliff durch die Perlmuttersubstanz ein System konzentrischer, untereinander paralleler Linien wird darbieten müssen, welche am Rande des Schliffes besonders dicht stehen und teils den Grenzlinien der schräg durchschnittenen Lamellen, teils den natürlichen Rändern derselben entsprechen.

Von besonderer Bedeutung hinsichtlich der Bildungsweise der Perlmuttersubstanz, wie Schalenmasse überhaupt erscheint das Bild, welches die innerste, jüngste Perlmutterschicht bei Untersuchung mit stärkeren Systemen darbietet. Man sieht dann regelmäßig bei Anschleifen der Perlmuttersubstanz von außen her an genügend dünnen, durchsichtigen Stellen eine gleichmäßig über die ganze innere Oberfläche verbreitete polygonale Felderung, welche ohne allen Zweifel als Abdruck einer flächen-

Digitized by Google

haft ausgebreiteten Epithelschicht anzusehen ist, mit der die Perlmuttersubstanz offenbar während ihrer Bildung in so engem und unmittelbaren Zusammenhang stand, daß jede einzelne Zelle in der fertigen, mit Kalk imprägnierten Lamelle einen nach Form und Größe genau entsprechenden Eindruck hinterläßt.

Bekanntlich findet sich eine derartige Reliefzeichnung der Endflächen secernierender Zellen auf der Unterfläche erstarrender Sekrete gar nicht so selten und sind Beispiele namentlich bei den Chitinskeletten der Arthropoden vielfach bekannt. Die Zellenzeichnung der Perlmuttersubstanz hat auch schon Ehrenbaum bei Mytilus gesehen. „In einigen Fällen, und regelmäßig bei Anwendung von Aetzmitteln oder auf ganz entkalkten Schliffen bemerkt man, daß die ganze Schlifffläche eine polygonale Felderung zeigt, wobei die Grenzen der Polygone allemal mit den Zickzacklinien zusammenfallen." Auch Nathusius v. Königsborn beobachtete bei Mytilus sowohl wie bei Meleagrina nach Aetzung von Flächenschliffen der Perlmuttersubstanz mit Chromsäure netzförmige Zeichnungen, die nach der beigegebenen Abbildung (Taf. VI, Fig. 37 B) ohne jeden Zweifel mit dem identisch sind, was ich auf der unversehrten Innenfläche von Anodonta sehe. Er ist natürlich weit entfernt, diese Zeichnung, obschon er sie als „ein organisches Strukturverhältnis" betrachtet, mit Zellen irgend in Zusammenhang zu bringen. Aber auch Ehrenbaum scheint an eine direkte Beziehung zu den Zellen des Mantelepithels nicht gedacht zu haben. Er spricht von einer „prismatischen Gliederung der Perlmuttersubstanz, welche auf Flächenansichten in der polygonalen Felderung Ausdruck findet" und bei Mytilus oft so auffallend sein soll, „daß sie die lamelläre Anordnung in den Hintergrund drängt". „Die hier auftretenden Prismen sind indessen denen der äußeren Substanz (d. h. der Prismenschicht) sehr unähnlich. Sie verlaufen weniger gerade, sondern erscheinen wellig und durcheinander gebogen, so daß das Ganze oft den Eindruck eines Geflechtes macht. Auch stehen diese Prismen nicht immer lotrecht zur Ebene der Lamellen, sondern häufig etwas geneigt" (Ehrenbaum, l. c. S. 16).

Ich habe bei Anodonta etwas Aehnliches nicht finden können, und nur bei einem sehr gelungenen Querschliff der Perlmuttersubstanz von Meleagrina aus der v. Kölliker'schen Sammlung finden sich Strukturverhältnisse, welche vielleicht dem entsprechen, was Ehrenbaum beschreibt, obschon es schwer ist, sich darüber

ein sicheres Urteil zu bilden, da der genannte Autor keine Abbildungen gegeben hat.

Ich sehe an dem erwähnten Präparate außer einer sehr deutlichen Horizontalschichtung ein dieselbe schräg, etwa unter einem Winkel von 45° kreuzendes Liniensystem, welches aber so dicht ist, daß die dadurch abgegrenzten Substanzpartien eher den Eindruck von Fasern oder Fibrillen als von Prismen machen. Endlich erscheint jede dieser schräg verlaufenden Fibrillen wieder äußerst zart, senkrecht zur Längsachse quergestreift, so daß offenbar die eigentliche feinste Struktur eine äußerst komplizierte ist. Leider war ich infolge der Dicke des Deckgläschens nicht imstande, das betreffende Präparat mit ganz starken Linsen zu untersuchen.

Gümbel macht darauf aufmerksam, daß beim Zerdrücken dünner Blättchen der Perlmutterschicht dieselben in der Regel in „kleine Fragmente von rundlich-eckigen Umrissen und ausgezackten Rändern" zerfallen, und hebt hervor, daß „dieses Zerfallen in eckige, dünne Schüppchen in hohem Grade für die Perlmutterschicht charakteristisch ist und sich bei keiner anderen Schalenschicht wiederfindet". Vielleicht hängt diese Eigenschaft mit dem geschilderten zelligen oder richtiger gefelderten Bau zusammen.

II. Die Entstehung der „Prismen" bei den Najaden (Anodonta).

Sobald man nur erst den höchst eigenartigen, feineren Bau der Prismenschicht gewisser Lamellibranchier-Schalen erkannt hatte, mußte sich, so sollte man denken, sofort die Frage in den Vordergrund drängen, wie solche wunderbare Bildungen, die gewissermaßen in der Mitte stehen zwischen Krystallen und organischen Gebilden, überhaupt entstehen und als was man sie eigentlich aufzufassen habe. Obwohl nun über die Bildungsweise der Molluskenschalen im allgemeinen seit den Zeiten Réaumur's und Mery's viel und von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus diskutiert wurde, so ist doch auffallenderweise die Entwickelungsgeschichte der Prismen nur sehr wenig berücksichtigt worden, obschon sie sich, wie gezeigt werden wird, ohne alle Schwierigkeit feststellen läßt, jedenfalls sehr viel leichter als die der viel verwickelteren Strukturen der Gastropoden-Schalen. Sieht man ab von den älteren Zellentheorien Bowerbank's und Carpenter's,

Digitized by Google

die sich nur auf Untersuchung der fertigen Schalen stützten und leicht als irrig zu erweisen sind, so bleiben eigentlich nur 2 Arbeiten übrig, in welchen die Frage der Prismenentwickelung überhaupt zur Besprechung gelangt. Es ist das die schon mehrfach citierte Dissertation von Ehrenbaum (9) und ferner die Abhandlung von Felix Müller „Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten" in Schneider's Zool. Beiträgen, Bd. I, 1886. Auf beide werde ich im folgenden wiederholt zurückkommen.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich nur auf Anodonta; bei der weitgehenden Uebereinstimmung, welche jedoch in allen Fällen, wo eine Prismenschicht deutlich entwickelt ist, im Bau derselben besteht, darf man wohl annehmen, daß auch die Bildungsweise derselben wenigstens in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen wird.

Für das Verständnis der Schalenbildung sind natürlich die Beziehungen der Schale zum Weichkörper, vor allem zu den Mantellappen und den Muskeln von entscheidender Bedeutung, und gerade in dieser Hinsicht besitzen wir die eingehendsten Untersuchungen über die Najaden. Die beiden Mantellappen, als deren Produkt im wesentlichen die Schale aufzufassen ist, nehmen ihren Ausgangspunkt vom Rücken des Mantels und wachsen von da abwärts nach vorn und hinten, so daß sie das Tier völlig umhüllen. In der Nachbarschaft des Rückens findet sich daher auch der älteste Teil der Schale, zugleich aber auch der am stärksten gewölbte, der Schalennabel (Umbo). Um denselben ordnen sich annähernd konzentrisch die Anwachsstreifen an, die Linien, welche zeigen, wie allmählich beim Wachstum der Mantellappen auch die Schale eine Vergrößerung erfahren hat. Am Rücken sind die beiden Schalen einander am meisten genähert und in den meisten Fällen durch das „Schloß" verbunden. Dieses entsteht, indem Vorragungen der einen Schale, die Schloßzähne, charnierartig in Vertiefungen der anderen eingreifen. Während das Schließen der beiden Schalen bei den Lamellibranchiern durch besondere Muskeln bewirkt wird, die in Ein- oder Zweizahl quer durch den Muschelkörper von Schale zu Schale ziehen, wird das Oeffnen der Schale passiv durch ein elastisches Band (Ligamentum) besorgt, welches dorsal und nach außen von dem Unterstützungspunkt des Schlosses angeheftet ist und daher die dorsalen Schalenränder einander nähern, die ventralen in gleichem Maße voneinander entfernen muß, wenn seine Elasticität zur Geltung gelangt. Da die Schließmuskeln an der

Digitized by Google

Innenfläche der Schale besonders festhaften, verursachen sie hier Eindrücke, welche erhalten bleiben, auch wenn das Tier verwest ist, und selbst bei fossilen Muscheln noch einen sicheren Rückschluß auf Zahl und Beschaffenheit der Schließmuskeln gestatten (R. Hertwig, Lehrb. d. Zool.).

Dies sind jedoch nicht die einzigen Stellen, wo bei den Najaden die Schale mit dem Weichkörper verbunden ist; betrachtet man die Schale von innen, so läßt sich leicht ein Randbezirk unterscheiden, welcher ein anderes Aussehen hat als der Rest der Schale und gegen diesen durch eine dem Schalenrande parallel verlaufende Linie, die Mantellinie, abgegrenzt ist. Auch sie entspricht Muskelinsertionen und zwar Muskelbündeln des Mantels selbst. Dieser besteht aus Bindegewebe, welches stark von Muskelelementen durchsetzt ist, besonders am Rande, wo Längs- und Quermuskeln ihn durchziehen. Dieselben bilden starke Bündel, die sich dicht nebeneinander an dem unteren Teile der Schale parallel dem Schalenrande ansetzen und hier die Mantellinie bedingen. Auch am Ligament findet ein zarter Zusammenhang von Weichteilen mit der Schale statt.

Für die Frage der Schalen- und speciell der Prismenbildung ist jener Zusammenhang der wichtigste, welcher zwischen dem Schalenrande und den Mantellappen besteht. Betrachtet man nach Entfernung aller Weichteile eine Anodonten-Schale von innen, so erkennt man leicht, daß am Rande die noch nicht von Perlmutter überwallte Prismenschicht, sich beständig verdünnend, in einen nur aus organischer Substanz bestehenden blätterigen Saum ausläuft, welcher die sozusagen überragende Fortsetzung des äußeren organischen Ueberzuges der ganzen Schale darstellt. Man pflegt diesen gewöhnlich als Cuticula oder Periostracum zu bezeichnen. Es handelt sich dabei aber, wie gleich hier bemerkt sei, um nichts anderes als um die äußerste kalkfreie Schicht der organischen Grundsubstanz der Schale überhaupt und speciell der Prismenschicht derselben.

Untersucht man ganz vorsichtig vor Entfernung der Mantellappen, so erkennt man leicht, daß das Periostracum sich über den Schalenrand nach innen umschlägt und als ganz feine Membran mit dem Mantelrande verschmilzt. Tullberg hat die betreffenden Verhältnisse bei Mytilus, Moynier de Villepoix bei Anodonta genauer untersucht und ich werde mich im folgenden an ihre Darstellung halten. Auch bei Mytilus erscheint das

Digitized by Google

Periostracum über die Schalenränder eingebogen und in einer Falte des Mantelrandes befestigt. Dieser innere umgeschlagene Teil (das „innere Periostracum") nimmt nach außen, d. h. dem Schalenrande hin, an Dicke beständig zu, und der innerste Teil ist so dünn und zart, daß es TULLBERG nicht gelungen ist, an Querschnitten des Mantelrandes auch bei der stärksten Vergrößerung mit Bestimmtheit seine Grenze zu sehen, die jedoch ohne Zweifel im innersten Teile der Falte liegt, in welche das Periostracum eingesenkt ist (TULLBERG, l. c. Taf. V, Fig. 3 *h*).

Diese Falte nun, die sich längs des ganzen Mantelsaumes hinzieht, stellt eine spaltförmige Tasche dar, deren Wände allseitig von Epithelzellen ausgekleidet werden (l. c. Taf. V, Fig. 3, und Taf. IV, Fig. 5). Speciell der inneren Fläche der Tasche liegt das Periostracum, sich nach dem Grunde des Spaltes mehr und mehr verjüngend, fest auf und wird offenbar von den umgebenden Zellen ausgeschieden, ähnlich wie die Radula der Schneckenzunge vom Epithel der Radulascheide gebildet wird. Die mit dem Periostracum fest verbundenen Zellen der Innenwand sind ziemlich klein, cylindrisch, mit nicht gerade deutlichen Kernen versehen.

Als bemerkenswert bezeichnet TULLBERG eine eigentümliche Streifung der Zellsubstanz (l. c. Taf. V, Fig. 4). Vom Grunde der Tasche nach der Mündung hin nehmen diese Zellen an Höhe und Breite allmählich ab, während das aufliegende Periostracum in gleicher Richtung dicker wird. Der hauptsächlichste Teil des letzteren scheint nun, wie TULLBERG meint, nicht von diesen mit ihm angeblich fest verwachsenen (? B.) Zellen, sondern von der inneren freien Oberfläche des äußeren Blattes des Mantelsaumes abgesondert zu werden, welches mit sehr langen, cylindrischen Zellen bekleidet ist, die der Innenfläche des „inneren Periostracums" gleitend aufliegen (l. c. Taf. V, Fig. 3).

Zu einem etwas anderen Ergebnis gelangte EHRENBAUM (1885). Derselbe beschreibt die Zellen, denen der jüngste Teil des inneren Periostracums bei Mytilus aufliegt, als deutlich begrenzte Gebilde von wechselnder Höhe „mit gleichmäßig körneligem Inhalt, während sie bei TULLBERG ohne scharfe Abgrenzung gegeneinander, auch vielfach ohne Kern mit ganz streifigem (faserigem) Inhalt erscheinen (EHRENBAUM, l. c. Fig. 3 und 5). TULLBERG läßt den äußeren Teil dieser Zellen selbst sich in Periostracum umwandeln, wie er denn auch für den Hummerpanzer eine gleiche

Metamorphose der chitinogenen Zellensubstanz annimmt, eine Ansicht, die auf Huxley zurückgeht, der in seiner berühmten Monographie über den Krebs, wie es scheint zum ersten Mal, von einer „chemischen Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper zu Chitin" gesprochen und diese Art der Panzerbildung für den Krebs als wahrscheinlich hingestellt hat. Demungeachtet nimmt Tullberg auch noch eine „Absonderung" seitens der hohen Epithelzellen der äußeren Wand der Manteltasche an.

Ehrenbaum dagegen betrachtet das Periostracum als ein echtes Cuticulargebilde, d. h. nur durch Absonderung von seiten der die Manteltasche auskleidenden Epithelien erzeugt, eine Ansicht, die man, gestützt auf die anatomische Lagerung der Teile und zahlreiche Analogien der Skelettbildung niederer Tiere, als die bei weitem wahrscheinlichste wird bezeichnen müssen. Auch bei Anodonta steht nach Ehrenbaum das innere Periostracum, welches, wie oben schon erwähnt wurde, nach Verlassen der Mantelfalte noch sehr dünn ist und unter mannigfacher Faltenbildung zwischen Mantel- und Schalenrand verläuft, „in engster Beziehung zu den hier sehr ausgedehnten und zum großen Teil auf die Außenfläche des Mantels gerückten langen Zellen stehend, die das Material zum Dickenwachstum liefern".

Die Anatomie des Mantelrandes von Anodonta und die Ursprungsverhältnisse des Periostracums aus einer bestimmten Falte desselben sind von Moynier de Villepoix (6) sehr ausführlich und, wie ich mich selbst überzeugt habe, in völlig zutreffender Weise geschildert worden (l. c. p. 495 f.), und ich darf wohl hier auf seine Darstellung verweisen. Als wichtigstes Ergebnis seiner Untersuchungen sei nur erwähnt, daß er entsprechend den 3 verschiedenen Schalenschichten (Periostracum, Prismenschicht und Perlmutterlage) auch 3 verschiedene Zonen des Mantelepithels unterscheidet, von denen jede durch besondere specifische Eigentümlichkeiten ihrer Elemente befähigt erscheint, eine gewisse Schalenschicht und zwar nur diese zu erzeugen. Fig. 12, welche ich der Arbeit von Moynier entlehne, und die einen Querschnitt durch Mantelrand und Schale einer jungen Anodonta von 10 mm Länge darstellt, zeigt sowohl den Ursprung des Periostracums aus der inneren Mantelfalte, wie auch die Entstehung der Prismen an der Oberfläche der äußeren (oberen) Falte außerordentlich deutlich. Man erkennt an dem Präparate auch sehr schön ein Struktur-

verhältnis, welches ich auch selbst an mehreren Schnitten konstatieren konnte und das für die Bildungsgeschichte der Prismen von großem Interesse ist. Zwischen der Oberfläche des Prismenepithels („épithélium calcigène" MOYNIER) und der jungen Prismenschicht liegt eine amorphe, tinktionsfähige Masse, welche innen ganz deutlich die Abdrücke der unterliegenden Zellkuppen erkennen läßt. Es handelt sich hier zweifellos um ein Sekret der betreffenden Epithelschicht und wahrscheinlich um das Bildungsmaterial für die wachsenden Prismen.

Es seien schließlich noch die Angaben erwähnt, welche neuerdings (10) THIELE über den Mantelrand von Arca noae und seine Beziehungen zur Schale gemacht hat. Man erkennt hier, wie der Querschnitt zeigt (l. c. Fig. 7), 3 Falten, die, wie es scheint, zur Bildung verschiedener Schalenschichten in Beziehung stehen. „Die innerste Falte liegt frei, ohne vom Periostracum bedeckt zu sein, welches von einem hohen Epithel zwischen der innersten und mittelsten Falte entspringt. Es scheinen zwei gegenüberliegende Stellen am Grunde dieser Falte dem Periostracum seine erste Entstehung zu geben, hauptsächlich ein Streifen der Mittelfalte, wo man unmittelbar über den Zellen manchmal eine cilienartige Streifung wahrnimmt, die weiter in das Periostracum ausläuft; gegenüber liegen einige durch besondere Höhe ausgezeichnete Zellen, die auch bei der Bildung dieser äußersten Schalenschicht eine Rolle spielen dürften." „Am Grunde der innersten Falte liegt ein Haufen subepithelialer Drüsenzellen, deren Ausmündung (l. c. Fig. 7 bei *e*) an dem Periostracum liegt. „Diese Drüse, die sich auch bei Arca barbata findet und bei Pectunculus glycimeris sehr stark entwickelt ist, bezeichnet THIELE als „Drüse des Periostracums".

„Es soll damit nicht gesagt sein, daß dieses von der Drüse seinen Ursprung nimmt, aber wohl ist anzunehmen, daß diese bei der Weiterbildung und Verstärkung des Schalenüberzuges eine Rolle spielt."

RAWITZ, der diese Drüse bei Arca nicht kannte, giebt ausdrücklich an, das Periostracum sei „kein Drüsensekret, sondern offenbar ein durch Umwandlung von Epithelzellen in hornige Substanz geliefertes Produkt", eine Ansicht, die sich der von TULLBERG geäußerten nähert.

Das Epithel an der Außenseite der Mittelfalte von Arca zeigt nach THIELE drei verschiedene Formen: „Am Rande der Falte

ist es von mittlerer Höhe und pigmentiert, sodann folgt ein Streifen eines hohen, unpigmentierten Epithels, und proximal nach der äußeren Falte hin wird es allmählich niedriger und enthält etwas gelbbraunes Pigment . . . . unter dem Epithel proximalwärts von diesem liegen subepitheliale Drüsenzellen in erheblicher Menge von gleicher Beschaffenheit, wie die Drüse des Periostracums" (THIELE). „Dieses Epithel ist es, welches dem Schalenrande gegenüberliegt und welches das Flächenwachstum der Schale zustande bringt." Während also die innere Fläche der Mittelfalte das Periostracum erzeugt, wird die äußere Schicht der Kalkschale (Prismenschicht) von der äußeren Fläche der Mittelfalte gebildet.

Ich habe diese Angaben so ausführlich mitgeteilt, weil sie die einzigen sind, welche zur Zeit, so weit mir bekannt, über die Beziehungen zwischen Mantelrand und Schale existieren, und ich glaube, daß sie ausreichend sind, um sich ein Urteil über das Wesen derjenigen Prozesse zu bilden, auf welchen das vom Mantelrande und nur von diesem ausgehende Flächenwachstum der Schale der Lamellibranchier beruht. Das, was zuerst und zwar durch eine specifische Zellthätigkeit entsteht, ist die rein organische Substanz des „inneren Periostracums". Ob es sich dabei um eine Sekretion der betreffenden Epithelzellen oder um eine teilweise Umwandlung derselben handelt, ob außerdem noch echte Drüsen dabei beteiligt sind oder nicht, alles dies ist im Grunde von minderer Bedeutung. Die Hauptsache ist und bleibt, daß die organische Grundlage der Schale nicht, wie NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN meinte, dem sich neuerdings auch F. MÜLLER (11) anschloß, ein organisiertes, lebendiges, mit selbständigem Wachstum (durch Intussusception) begabtes Gebilde ist, sondern ein Zellprodukt von gleicher Art, wie alle die unendlich mannigfaltigen Cuticularbildungen wirbelloser Tiere.

Wie gestalten sich nun die allerersten Anfänge der Prismen, und welcher Art sind die Beziehungen zwischen Periostracum und Prismenschicht? Indem sich das Periostracum mehr und mehr, offenbar durch Anlagerung immer neuer Substanzschichten (Apposition) verdickt und sich dabei vom Orte seiner ersten Entstehung, dem Grunde der Manteltasche, immer weiter entfernt, erleidet es gerade, wie die aus der Radulatasche herauswachsende Radula der Schneckenzunge, unter dem Einflusse immer anderer Zellschichten (mit denen es vorübergehend in Berührung kommt) jene merkwürdigen Veränderungen, durch welche es Schritt für Schritt zur organischen Grundlage der Prismenschicht wird.

Digitized by Google

Ich habe die betreffenden Verhältnisse nur bei Anodonta untersucht, glaube jedoch, daß das hier Ermittelte auch für die Prismenentwickelung in anderen Fällen gelten wird. Anodonta ist insofern vielleicht kein ganz günstiges Objekt, als hier das Periostracum gerade in der Gegend des Schalenrandes reichliche Faltenbildungen aufweist, welchem Umstande jener hauptsächlich sein eigentümlich blätteriges Gefüge verdankt. Infolgedessen finden sich, wenn man das Periostracum entfaltet denkt, Prismenanfänge in verschiedenen Zonen entwickelt, und man kann durch vorsichtiges Aufblättern des Schalenrandes leicht eine ganze Anzahl von Lamellen gewinnen, von denen jede einzelne dieselbe Reihenfolge der Bildungsstadien darbietet.

Wie schon F. Müller (l. c.) bemerkt, läßt sowohl bei Mytilus wie bei den Najaden (Anodonta) das Periostracum, wenn man vom Mantelrande ausgeht, anfangs keinerlei Struktur erkennen. „In einiger Entfernung vom Mantelrande aber bemerkt man (in Flächenansicht), allerdings nur bei starker Vergrößerung und sehr scharfer Einstellung, kleine, helle, regellos zerstreute Punkte, welche äußerst feine Poren vermuten ließen. . . . Bei durchfallendem Lichte zeigen jene Pünktchen eine matt-bläuliche Farbe." Nach Müller liegen sie (bei Anodonta) „innerhalb des Periostracums und zwar dicht unter der Oberfläche". Ueber ihre Bedeutung konnte Müller zu keinem Urteil kommen, bringt sie aber keinesfalls in Beziehung zur Bildung der Prismen.

Zu einer wesentlich anderen Auffassung offenbar derselben Strukturverhältnisse des inneren Periostracums gelangte Moynier de Villepoix (6), dessen Beobachtungen ich in fast allen Fällen bestätigen konnte. Bei einer jungen Anodonta von 21 mm Länge fand er die ganze Innenfläche des noch ganz zarten Periostracums zwischen Mantelrand und dem äußersten Ende (bezw. Anfang) der Kalkschicht (Prismenschicht) bedeckt mit „petits globules jaunâtres et refringents entourés d'une sorte d'auréole plus pâle que le reste de la membrane, qui semble à cet endroit creusée en une cupule dont le globule occupe le fond. Sur les parties de la préparation repliées par le hasard, de manière à présenter ces formations de profil, on voit ces globules faire une légère saillie à la surface de la membrane".

Die Zahl dieser Gebilde schien in Abhängigkeit zu stehen von dem Ernährungszustande der Tiere und namentlich auch vom Kalkgehalte des Wassers. Moynier scheint gleichwohl diese Körperchen, die demnach Auflagerungen auf der Innenfläche des Peri-

ostracums darstellen, nicht für die allerfrühesten Jugendzustände der Prismen zu halten, die er erst jenseits in eine ältere Zone des Periostracums verlegt. „Un peu en arrière des ponctuations dont j'ai déjà parlé et au point correspondant exactement à l'extrême bord de la coquille, apparaissent sur le périostracum des cavités arrondies ou irrégulièrement sinueuses à contours nets, et dont le contenu jaunâtre et fortement réfringent donne à l'œil l'impression d'une substance colloïde. A mesure qu'elles s'éloignent du bord de la coquille, ces cavités augmentent en nombre. De plus en plus serrées, elles finissent par se rapprocher jusqu' au contact. Leurs contours deviennent alors nettement polygonaux. Quant à l'aspect de leur contenu, il change aussi peu à peu: dans les cavités les plus rapprochées du bord, on ne voit qu'une matière colloïdale jaunâtre et réfringente sans aucune trace de cristallisation. Peu à peu les cavités en s'éloignant du bord, prennent un double contour plus ou moins sinueux, indice d'un commencement de séparation moléculaire qui s'accentue de plus en plus par la formation de couches concentriques. En même temps, la membrane limitante de la cavité devient de plus en plus distincte et forme des replis dirigés vers l'intérieur; son contenu devient granuleux. Finalement, les cavités de plus en plus rapprochées se soudent les unes aux autres de façon à constituer un réseau polygonal. . . . Ces phénomènes montrent, qu'il se fait là une véritable dissociation d'un mélange ou d'une combinaison d'un sel calcaire avec une matière albuminoïde se séparant peu à peu sous la forme de membranes et constituant l'alvéole de conchyoline à l'intérieur de laquelle cristallise le calcaire" (Moynier de Villepoix).

Die allerjüngsten Entwickelungsstadien der Prismen, welche man sich bei Anodonta leicht durch Untersuchung der gelb oder grünlich gefärbten durchsichtigen Lamellen des äußersten Schalenrandes zur Anschauung bringen kann, beschreibt auch Müller als „rundliche Gebilde, Hohlräumchen, welche kohlensauren Kalk enthalten".

„Wir sehen auf der Flächenansicht diese Räume unregelmäßig verteilt. Sie werden immer größer und größer, doch zeigen sich zwischen den größeren immer noch wieder kleinere Räume. Die Gestaltung ist eine mannigfache. Bald sind die Räume vollständig rundlich, bald zeigen namentlich die größeren vielfach eingebuchtete Formen. Die Scheidewände zweier Räume sind oft teilweise durchbrochen, an anderen Stellen sieht man mehrere Räume zu einer

Digitized by Google

komplizierten Form vereinigt. Inmitten aller dieser Räume läßt sich mit größter Deutlichkeit eine fast immer nahezu konzentrische Schichtung erkennen. Die allerkleinsten zeigen nur einen kleinen konzentrischen Ring, je größer die Räume, desto größer die Zahl der Ringe. In den komplizierten Formen, wo mehrere Räume miteinander verbunden sind, kann man auch mehrere Ringsysteme erkennen. Die rundliche Gestalt der Räume geht nach den Wirbeln hin immer mehr in eine polyëdrische über, und die organische Substanz bildet nur noch dünne Scheidewände oder ist manchmal inselartig von einem Kalkraum umschlossen. Die innere Schichtung nimmt auch an den Formänderungen teil, so daß ein polyedrischer Raum im Centrum noch die ringförmigen Schichten zeigt, die aber nach außen hin allmählich polyedrisch werden" (F. MÜLLER).

Ich habe diesen Schilderungen MÜLLER's und MOYNIER's kaum etwas Nennenswertes zuzufügen, will aber nicht unerwähnt lassen, daß die Abbildung, welche der erstere seiner Abhandlung beifügt (l. c. Fig. 18), nicht als eine ganz naturgetreue gelten kann. Fig. 13 und 14 sind nach tadellosen Präparaten von Anodonta gezeichnet und geben die Verhältnisse der Prismenentwickelung mit möglichster Treue wieder. Bei solchen Flächenansichten ist es nicht ganz leicht, sich darüber zu vergewissern, wo eigentlich jene „rundlichen Gebilde", die den ersten Anfang der Prismenbildung bezeichnen, liegen, ob es sich um kleine, ringsum geschlossene Höhlungen in der Substanz des Periostracums handelt, wie MÜLLER annimmt, oder nur um flache Vertiefungen an der Innenseite der ursprünglich ganz homogenen und glatten Membran oder endlich etwa nur um eine Auflagerung runder, kleiner Kalkscheibchen. F. MÜLLER (l. c. S. 233) giebt an, daß sich „auf Querschnitten durch den Schalenrand die Jugendzustände der Prismen als kleine, rundliche Räume inmitten des Periostracums zeigen". „Sie lagern oft zu zweien übereinander und werden nach den Wirbeln hin größer" (l. c. Fig. 17).

Für MÜLLER bildet dieser Befund einen der wichtigsten Gründe für die von ihm vertretene Ansicht, daß, wie das Periostracum selbst, so auch die in ihm sich bildenden Prismen nicht als das Produkt einer Absonderung seitens gewisser Epithelzellen des Mantelrandes angesehen werden können, sondern durch Intussusception entstehen und wachsen. Nicht sofort werden die Prismen in ihrer späteren krystallinischen Gestalt angelegt, sondern ihre Jugendzustände seien rundliche, rings von organischer Substanz umgebene

Digitized by Google

Hohlräume. Erst in der Folge erhalten diese eine „unregelmäßig polyëdrische Gestalt, wenn sie durch die Kalkeinlagerung so weit vergrößert sind, daß die organische Substanz nur noch verhältnismäßig dünne Scheidewände zwischen ihnen bildet und sie sich gegenseitig durch Druck beeinflussen. . . . Schließlich werden die Kalkräume nur noch von ganz dünnen Scheidewänden organischer Substanz umschlossen, ihre Ecken schärfen sich immer mehr zu und ihre Gestalt wird ausgeprägter und bestimmter. Eigentliche Prismen stellen sie aber nicht dar, sondern nur polyëdrische Formen, die sich oft unter spitzen Winkeln ineinander keilen, wie jeder Querschliff oder Querschnitt ergiebt" (F. Müller).

Schon lange vor F. Müller hatte Nathusius, gleichfalls gestützt auf Untersuchungen an Anodonta, ganz ähnliche Anschauungen ausgesprochen, obschon er die jüngsten Entwickelungsstadien der Prismen überhaupt nicht beobachtet hat, sondern nur Querschnitte der entkalkten Schale in der Nähe des Randes untersuchte. Er behauptet, „daß die Wabenschicht (d. h. Prismenschicht) von innen heraus organisch aus den Schichten der Conchiolinmembran (d. h. des Periostracums) erwächst", und daß „eine innere Entwickelung in der Wabenschicht verfolgt werden kann, daß, während in den Jugendzuständen die Conchiolinmembranen prävalieren, sie später immer mehr in den Hintergrund treten, während die kalkigen Massen, welche das Conchiolingerüst erfüllen, in allen Dimensionen zunehmen, woraus natürlich ein eigentliches innerliches Wachstum schon gebildeter Schalenteile erfolgen muß". Es ist schwer begreiflich, wie sich ein sonst vortrefflicher Beobachter durch eine vorgefaßte Meinung zu derartigen, gänzlich unbegründeten Schlußfolgerungen verleiten lassen konnte, von deren Unhaltbarkeit ihn ein einziger Blick auf eine, junge Prismenanlagen enthaltende Lamelle des Schalenrandes von Anodonta hätte überzeugen können.

Die allerjüngsten Prismenanlagen bilden hier stets sehr kleine, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen von der umgebenden organischen Grundsubstanz sich deutlich abhebende, runde Gebilde, welche bei hoher Einstellung hell, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen und zunächst völlig homogen aussehen. Sehr bald bemerkt man dann, daß sie unter gleichzeitiger Vergrößerung konzentrisch geschichtet werden. Es hebt sich ein stärker lichtbrechender Kern von einem blasseren Ringsaume ab,

Digitized by Google

wenn der Durchmesser des ganzen Gebildes etwa dem eines menschlichen roten Blutkörperchens entspricht. Bei weiterer Vergrößerung bildet sich nun, wenn der erste Randsaum eine gewisse Größe erreicht hat, ein neuer aus, und man überzeugt sich bei Betrachtung des Präparates von der äußeren, d. h. der Schalenoberfläche entsprechenden Seite her, leicht, daß der kleine Kern eines jeden solchen jungen Prismas in einem höheren, also dem Beschauer näheren Niveau liegt als die peripheren konzentrischen Schichten, von denen wieder die äußerste jeweils am weitesten von der Oberfläche (der schließlichen Außenfläche) des Periostracums entfernt liegt. Jeder Ringsaum erscheint anfangs als ein ganz schmaler, etwas hellerer Rand, welcher dann allmählich an Breite mehr und mehr zunimmt, wobei naturgemäß die ursprünglich durch ziemlich große Zwischenräume voneinander getrennten Prismenanlagen sich einander immer mehr nähern und die organische Zwischensubstanz entsprechend verdrängt wird. Erst wenn eine gewisse, keineswegs konstante Breite des ersten Randsaumes erreicht ist, beginnt sich ein zweiter und eventuell dritter zu bilden. Sind die jungen Prismen einander inzwischen bis zur Berührung nahegerückt, so beginnen sie sich bei weiterem Dickenwachstum gegenseitig polygonal abzuplatten. Von nun ab wächst das Prisma nicht mehr in die Dicke, sondern nur noch in die Länge. Während die jüngsten Prismenanlagen ausnahmslos rund sind, nehmen sie an vielen Stellen noch vor der Berührung eine etwas unregelmäßige Form an und erscheinen dann in Flächenansicht oval oder zeigen vielfach gebogene und geschwungene Konturen. Seltener kommt es zu tieferen Einkerbungen des Randes, der dann bisweilen schon auf einer relativ frühen Entwickelungsstufe ein fein gezacktes oder gezähneltes Aussehen gewinnt. Im Verlaufe des weiteren Dickenwachstums entstehen aus diesen Formen jene schon oben erwähnten, oft tief eingekerbten, kanellierten Prismen, denen man bei Anodonta nicht selten begegnet. Außerordentlich häufig beobachtet man eine mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung benachbarter Prismenanlagen und zwar in den verschiedensten Altersstadien. Es geschieht dies regelmäßig, wenn 2 noch in die Dicke wachsende junge Prismen so nahe zu liegen kommen, daß sie sich zunächst nur an einem Punkte berühren. Durch weitere Kalkablagerung entsteht dann eine flächenhafte Berührung, und man erhält vielfach Bilder, welche lebhaft an sich teilende Zellen erinnern (Fig. 13 u. 14).

Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die einzelnen,

Digitized by Google

ursprünglich gleich großen jungen Prismenanlagen weiterhin sehr verschieden rasch wachsen, so daß in geringer Entfernung vom äußersten Rande der Prismenschicht größere und kleinere Elemente bunt durcheinander gemischt sind. Haben sich die einzelnen Prismen erst einmal lückenlos zusammengeschlossen und ist daher ein weiteres Dickenwachstum derselben unmöglich, so kann natürlich das Flächenbild der ganzen Schicht keinerlei Veränderungen mehr erfahren, und alle diejenigen Elemente, welche vor ihrer Einkeilung zwischen andere nicht zu normaler Dicke gelangten, können nur noch in die Länge wachsen. Daß aber auch dieses vielfach begrenzt ist und früher oder später erlischt, zeigen die zahlreichen sich auskeilenden Formen.

Weitere Aufschlüsse über die Art der Prismenbildung liefert die Untersuchung entkalkter Präparate, welche vor allem sehr eindringlich lehrt, welch außerordentlich wichtige Rolle dabei die organische Grundsubstanz (das Conchiolin) spielt. Hat man eine Randlamelle einer Anodonten-Schale mit schön entwickelten Prismenanlagen aller Altersstadien zur Verfügung, so beobachtet man nach Entkalkung mit Essigsäure ein Bild, wie es Fig. 14a und b wiedergeben. Man sieht noch alle Strukturverhältnisse des ursprünglichen Präparates, nur gewissermaßen schärfer, ich möchte sagen schematisch ausgeprägt. Insbesondere erscheint die konzentrische Schichtung der jungen Prismen in der Flächenansicht außerordentlich deutlich und schon bei den allerjüngsten Anlagen insofern angedeutet, als dieselben bei einer gewissen Einstellung im Centrum ein Pünktchen erkennen lassen, welches vor Entfernung des Kalkes nicht sichtbar ist und offenbar den allerersten Beginn der Ablagerung markiert. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß, während vor der Entkalkung die jüngsten Prismenformen bei hoher Einstellung heller, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen, sich dies nach Entfernung des Kalkes gerade umgekehrt verhält. Sehr deutlich läßt sich auch wieder die Thatsache konstatieren, daß in jedem Falle, wo bereits mehrere konzentrische Ringe entwickelt sind, dieselben niemals bei einer bestimmten Einstellung gleich deutlich erscheinen und daher auch nicht in einer und derselben Ebene gelegen sein können. Stets liegt bei Betrachtung von der Außenseite der Schale her der innerste kleinste Kreis dem Beschauer zunächst, und man muß den Tubus um so tiefer senken, einen je weiter nach außen gelegenen Ring man scharf sehen will. An nicht entkalkten Prä-

Digitized by Google

paraten lassen sich in geradem Aufblick von oben selten mehr als 4 konzentrische Ringe erkennen, deren gegenseitiger Abstand nach außen hin immer kleiner wird; nach Behandlung mit Säuren dagegen bemerkt man in der Regel auch an älteren Prismenanlagen bei tiefer Einstellung in der Peripherie ein System sehr dicht zusammenliegender konzentrischer Kreise, welche unzweifelhaft den zuletzt gebildeten jüngsten Schichten entsprechen. Bei hoher Einstellung macht es ganz den Eindruck, als ob der ursprünglich kalkerfüllte Raum der Prismenanlage mit einem runden Loch an der Oberfläche des Periostracums endete. Dieser sehr hell erscheinende Fleck ist bei den einzelnen Prismen von sehr verschiedener Größe, bisweilen nur als kleines Pünktchen das Centrum markierend, manchmal auch excentrisch gelegen, umfaßt er in anderen Fällen einen großen Teil der Fläche des größten Querschnittes. Im allgemeinen nimmt der Durchmesser in der Richtung vom Rande der jungen Prismenschicht nach innen hin zu, so daß es den Anschein gewinnt, als ob das scheinbare Loch in der der Schalenoberfläche zugewendeten Spitze des Prismas, welches offenbar der allerersten Anlage desselben entspricht, sich noch nachträglich beim Wachstum vergrößerte. Es ist nun nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß es sich erstlich nicht um wirkliche Durchbohrungen des Periostracums handelt, und daß andererseits die Größenzunahme nur eine scheinbare ist. In Bezug auf den ersteren Punkt genügt es, mit dem Rasiermesser einen dünnen Span des äußeren Periostracums abzuspalten und mikroskopisch zu untersuchen. Bessere Bilder der „Cuticula“ erhält man noch, wenn ein Bruchstück der Schale mit Säure behandelt wird, es lassen sich dann stellenweise größere Fetzen der Oberhaut ablösen. In jedem Falle erhält man ein Bild, welches dem einer jungen entkalkten Prismenanlage vom Schalenrande fast vollkommen entspricht, wie es ja selbstverständlich ist, wenn die Prismen nur während einer kurzen Zeit in die Dicke, dann aber nur noch in die Länge wachsen. Das kegelförmige Ende jedes einzelnen Prismas erscheint in beiden Fällen nach Entfernung des Kalkes als Abdruck im Basrelief und die der Oberfläche zugewandte, abgestumpfte Spitze erscheint, von der Fläche gesehen, heller als die Umgebung, weil das Periostracum hier nicht durch Auflagerung neuer Schichten organischer Substanz verdickt wurde. Daß es sich aber nicht um ein Loch handelt, ergiebt sich besonders deutlich in Fällen, wo das Periostracum intensiver grün pigmentiert ist, man erkennt dann immer deutlich die grünliche Färbung der

über den hellen Fleck der ursprünglichen Prismenanlage hinziehenden Verschlußmembran.

Untersucht man bloß die äußerste Lage organischer Substanz, welche als eigentliche Cuticula die Schalenaußenfläche überzieht, so erkennt man am entkalkten Präparate in Flächenansicht stets sehr deutlich die ersten Anfänge der konzentrischen Schichtung.

Es scheint daher, daß der erste Beginn der Entwickelung eines Prismas wenigstens bei Anodonta nicht innerhalb eines allseitig geschlossenen Hohlraumes des Periostracums erfolgt, wie dies F. Müller annimmt, sondern daß jedes Prisma ein Gebilde darstellt, welches durch successive Auflagerung neuer Substanzschichten, also durch Apposition wächst.

Versucht man sich auf Grund der vorstehend mitgeteilten Befunde ein Bild des ganzen Vorganges zu machen, so muß vor allem daran festgehalten werden, daß jede Berechtigung zu einer Trennung der organischen Grundsubstanz der Prismenschicht vom sog. äußeren Periostracum (Cuticula, äußerer organischer Schalenüberzug) fehlt. Die ursprünglich außerordentlich dünne Conchiolinhaut, welche als inneres Periostracum aus einer Mantelfalte hervorkommt, verdickt sich durch Auflagerung neuer Substanzschichten mehr und mehr, bleibt aber zunächst noch rein organisch. Erst an der Umbiegungsstelle am Schalenrande beginnt an einzelnen, ziemlich weit voneinander entfernten Punkten die Auflagerung oder wie man wohl auch sagen kann, da ja gewiß immer gleichzeitig organische Substanz abgeschieden wird, Einlagerung von Kalk in Form äußerst kleiner runder Scheibchen und damit die Prismenbildung. Ob jedes solche Scheibchen als das Produkt je einer bestimmten Epithelzelle des Mantelrandes anzusehen ist, darf wohl als zweifelhaft gelten, und auch Moynier hat in dieser Beziehung Zweifel geäußert (l. c. p. 624). Er gelangt zu der Ansicht, daß „les formations calcaires du test paraissent débuter par le dépôt, à la surface du périostracum, de petites masses de matière albuminoïde sécrétées par l'épithélium. Il est permis de supposer que ces masses servent de centre d'attraction aux éléments de mucus et déterminent la cristallisation de calcaire et la séparation de la matière organique".

Die Löslichkeit der Scheibchen in Essigsäure schon bei ihrem ersten Auftreten macht diese Auffassung um so unwahrscheinlicher, als, wie später gezeigt werden wird, der Hauptbestandteil dieser Gebilde Calciumphosphat ist, dem sich erst später kohlensaurer Kalk in immer reicherem Maße beimischt. Das

Digitized by Google

weitere Wachstum erfolgt nun in der Weise, daß von innen her successive weitere derartige Kalkplättchen von rundlicher Form abgelagert werden, die miteinander in unmittelbarer Berührung stehen und von denen jedes folgende größer ist als das nächstvorhergehende, bis endlich das Zusammenstoßen der sich gegenseitig abplattenden Prismen ein weiteres Wachstum in die Dicke unmöglich macht. Da dieser Moment im allgemeinen bald erreicht ist, so stellt der älteste nach außen gewendete Teil jedes Prismas einen ganz flachen, oben abgestumpften Kegel dar, dessen Spitze unmittelbar unter der äußeren Fläche des Periostracums liegt und dessen Mantelfläche entsprechend den Rändern der übereinander gelagerten, ungleich großen Kalkplättchen riefenförmig eingekerbt erscheint. Hat man den Kalk entfernt, so bleibt ein entsprechender negativer Abdruck, sozusagen eine Matrize des äußeren Prismenendes in der Conchiolinmasse des Periostracums zurück und erscheint hier, von der Fläche gesehen, als ein System konzentrischer Kreise. In Bezug auf das weitere (Längen-)Wachstum der Prismen sei nur noch bemerkt, daß es sich dabei, wie namentlich die merkwürdigen optischen Eigenschaften der Prismensubstanz erkennen lassen, um eine Art von Krystallisationsprozeß zu handeln scheint, in dem Sinne, daß jede einmal gebildete Prismenanlage sich durch Anlagerung immer neuer Teilchen anorganischer Substanz nach Maßgabe des zur Verfügung stehenden Raumes vergrößert, wobei die Teilchen wie in einem wirklichen Krystall nach bestimmten Gesetzen sich zusammenordnen. Man sieht leicht, daß es sich dabei gar nicht notwendig um eine stetig formende Mitwirkung lebendiger Zellen handeln muß, wie sie bei vielen aus Chitin bestehenden Cuticulargebilden zu konstatieren ist, sondern es genügt offenbar, wenn nur von Seite des Mantelepithels fortdauernd oder in gewissen Intervallen organische und anorganische Substanz in einem richtigen Mischungsverhältnis, d. h. also ein Sekret, geliefert wird, welches Material sowohl zur Bildung der Prismen, wie zur Herstellung eines verbindenden organischen Kittes (der Zwischensubstanz) enthält.

Zweifellos ist das Organische das zuerst Gebildete, nicht aber, wie v. Gümbel meint, auch das Formbestimmende. Vom ersten Beginn bis zur vollständigen Entwickelung wird vielmehr die Form der Prismen bedingt durch die gesetzmäßige Aneinanderlagerung der Kalkteilchen und die gegenseitige Beziehung benachbarter Elemente; also durch einen Krystallisationsprozeß innerhalb einer weichen organischen Grundsubstanz. Es ergiebt sich aus dem Vor-

Digitized by Google

hergehenden zugleich, wie wenig Berechtigung es hat, den organischen Ueberzug der Schalen (das äußere Periostracum) als eine Bildung sui generis von der organischen Grundsubstanz der Prismenschicht zu trennen, die Prismen selbst aber als Kalkgebilde aufzufassen, welche sich innerhalb geschlossener Höhlungen der Grundsubstanz entwickeln.

In Bezug auf die Bildungsweise der Perlmuttersubstanz kann es schon mit Rücksicht auf den oben geschilderten feineren Bau derselben gar nicht zweifelhaft sein, daß das gesamte Mantelepithel, mit Ausnahme einer Randzone, welche die prismenbildenden Zellen umfaßt, aktiv beteiligt ist und zwar direkt formgebend, indem jede einzelne Zelle einen der Fläche ihres freien Endes entsprechenden Bezirk der betreffenden Perlmutterlamelle bildet. Jede einzelne Lamelle ist daher als eine Ausscheidung, als ein Sekretionsprodukt des Mantelepithels anzusehen, in ganz demselben Sinne wie etwa die Chitincuticula bei Arthropoden.

III. Die physikalischen, insbesondere optischen Eigenschaften der Prismen und Perlmutterschicht.

In naher Beziehung zur Frage nach der Bildungsweise der Molluskenschalen steht die andere nach den physikalischen und chemischen Eigenschaften des in denselben abgelagerten Kalkes.

Der erste, welcher die Schalen der Schnecken und Muscheln mit Rücksicht auf die Struktur des Kalkes genauer untersuchte, war Graf Bournon (1808), der diesen Untersuchungen einen besonderen Abschnitt in seinem großen Werke über den Kalkspat und Aragonit widmete. Er beschreibt ausführlich die Struktur der Schalen von vielen Uni- und Bivalven und kommt zu dem Resultate, daß sie sämtlich aus Kalkspat bestehen, dessen Spaltungsflächen auf dem Bruch derselben oft noch so deutlich zu erkennen seien, daß er von dem Kalkspat in der anorganischen Natur nicht zu unterscheiden sei. Die Mollusken sonderten demnach zwar freiwillig den $CaCO_3$ ab, aber, einmal abgesondert, krystallisiere er den Krystallisationsgesetzen des Kalkspates gemäß, wie in der anorganischen Natur. Graf Bournon untersuchte auch das specifische Gewicht und die Härte der Conchylien und fand jenes im Mittel 2,779, im allge-

Digitized by Google

meinen also etwas höher als beim Kalkspat. Ebenso fand er auch die Härte etwas höher. Demungeachtet sah er darin keinen Grund, den $CaCO_3$ der Schalen nicht für Kalkspat zu halten, und schob die Ursache irrtümlicherweise auf die eigentümliche Struktur. Ueber das specifische Gewicht der Molluskenschalen machte später auch DE LA BÈCHE (1814) einige Bestimmungen, die er bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über das specifische Gewicht der auf der Oberfläche der Erde verbreiteten Substanzen anstellte, um daran einen Anhalt für das mittlere specifische Gewicht der Erde zu haben. [Eine von ihm gegebene Tabelle findet sich in ROSE's Arbeit (5) abgedruckt, l. c. S. 67.] Auch er fand das specifische Gewicht der Schalensubstanz in der Regel höher als das des carrarischen Marmors und sich dem des Aragonits nähernd, ohne aber diese Untersuchungen, die zu ganz anderem Zwecke angestellt waren, in Bezug auf die Beschaffenheit des $CaCO_3$ der Muschelschalen weiter zu verfolgen. Durch dieses hohe specifische Gewicht, sowie durch eine Bemerkung von BREWSTER, daß die Perlmutter wie der Aragonit 2 Achsen doppelter Strahlenbrechung habe, aufmerksam gemacht, stellte NECKER (1839) eine Untersuchung über die Härte der Muschelschalen an, um zu sehen, ob sie wie der Aragonit auch darin den Kalkspat überträfen. Er fand diese Vermutung bei einem großen Teil der Muschelschalen bestätigt und giebt nun über die, welche er untersucht und die mehr oder weniger stark den isländischen Doppelspat ritzen, eine Tabelle (vergl. Abdruck bei G. ROSE l. c. S. 67 f.). NECKER schließt nun aus diesen wie aus den früheren Untersuchungen, daß wohl der größte Teil der Conchylien aus Aragonit besteht. Gegen diese Folgerungen NECKER's hat ROSE später mit Recht den Einwand geltend gemacht, daß einerseits der Kalkspat auf den verschiedenen Flächen verschieden hart ist, während andererseits auch eine und dieselbe rhomboëdrische Spaltungsfläche, in den verschiedenen Richtungen geritzt, sich als verschieden hart erweist, und zwar in der Richtung der schiefen Diagonale von der Endecke zur Seitenecke viel härter als in der horizontalen Diagonale, und in dieser härter als in der schiefen Diagonale, von der Seitenecke zur Endecke geritzt. In der letzten Richtung kann man nach ROSE (l. c. S. 76) schon mit einer Ecke eines Kalkspatrhomboëders die Spaltungsfläche ritzen, schwach selbst in der zweiten, doch nicht in der ersten. Aragonit ritzt aber den Kalkspat auch in dieser Richtung. Die Schale von Ostrea edulis ritzt dagegen den Kalkspat zwar in der dritten Richtung, aber

Digitized by Google

schon nicht in der zweiten, daher man aus dem Umstande, daß die Auster den Kalkspat nur in der angegebenen Richtung ritzt, nicht mit NECKER schließen darf, daß sie aus Aragonit bestehe. Wenn aber Schalen die Spaltungsfläche des Kalkspates in der schiefen Diagonale von oben nach unten ritzen, so können sie nicht aus Kalkspat bestehen (G. ROSE).

Daß das specifische Gewicht der Conchylien nach den Untersuchungen von DE LA BÈCHE noch immer nicht das specifische Gewicht des Aragonits erreicht, liege nur an dem Gehalte der Conchylien an organischer Substanz, deren specifisches Gewicht gewiß sehr gering wäre und daher um so mehr das specifische Gewicht der Schalen verringern müsse, in je größerer Menge sie in ihnen enthalten wäre. Indessen könnte vielleicht auch Kalkspat zum Teil in die Zusammensetzung gewisser Muscheln eingehen und könnten speciell die beiden Schichten, aus welchen manche Muschelschalen bestehen, wie z. B. bei den Anadonten und Unionen, derart verschieden sein, daß die eine aus Kalkspat, die andere aus Aragonit besteht. Ein weiterer Fortschritt wurde durch eine Untersuchung von LEYDOLT (1856) herbeigeführt. In einem Anhang seiner interessanten Abhandlung über die Struktur und Zusammensetzung des Aragonits untersucht er auch den Zustand des $CaCO_3$ in den kalkigen Teilen der wirbellosen Tiere und zwar mittelst der Methode des Anätzens mit Säure. Man erhält so ganz bestimmte Eindrücke, die bei Kalkspat und Aragonit ganz verschieden sind. Da dies aber nur dann möglich ist, wenn die untersuchten Stücke durchsichtig sind, so machte er bei den undurchsichtigen Abgüsse von Hausenblase, die alle Eindrücke genau wiedergeben und, unter dem Mikroskop betrachtet, dieselben Dienste thun wie die durchsichtigen geätzten Stücke. Die Eindrücke (Aetzfiguren) sind auf einer senkrecht zur Hauptachse geschliffenen und geätzten Fläche beim Kalkspat rhomboëdrisch, beim Aragonit rhombisch; in beiden Fällen haben sie eine ganz bestimmte Lage. So gelangte er zu der Ansicht, daß die Prismenschicht der Schale von Pinna Kalkspat sei und jedes Prisma ein Krystallindividuum enthalte, dessen Hauptachse mit der Achse des Prismas zusammenfällt, während die Nebenachsen in den einzelnen Prismen („Zellen" CARPENTER's) eine verschiedene Lage haben. „Dadurch ist es erklärbar", fährt er fort, „daß beim Zerbrechen der oft bedeutend dicken Schale von Pinna keine Teilbarkeit wahrgenommen werden kann, indem dieselbe immer nur innerhalb des

Digitized by Google

Raumes der ganz dünnen Zellen (d. h. Prismen) wahrgenommen werden kann.“ Bei der Perlmutterschicht, besonders am Schlosse erhielt Leydolt durch Aetzung Eindrücke von Rhomben und 6 Ecken, die in ihren Winkeln ganz den Gestalten des Aragonits entsprechen, und schloß daraus, daß diese Lage der Pinnaschale Aragonit sei. Leydolt folgert aus diesen Beobachtungen, zu denen sich noch einige optische Erscheinungen hinzugesellten, daß der $CaCO_3$ bei den Mollusken wie überhaupt bei den wirbellosen Tieren teils dem Kalkspat, teils dem Aragonit angehöre, daß bei einigen Gebilden bloß Kalkspat, bei anderen Kalkspat und Aragonit und zwar bald der eine, bald der andere in größerer Menge vorhanden sei. Bei den meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bestehe er aus Kalkspat, bei Meleagrina größtenteils aus Aragonit, bei Pinna, Malleus der äußere größere Teil aus Kalkspat, der innere kleinere, perlmutterglänzende aus Aragonit. Daß Aragonit in den Schalen der Mollusken vorkommt, scheint wohl hiernach festgestellt zu sein, aber die vielen Widersprüche in den Angaben und die Wichtigkeit dieser Thatsache, besonders das Zusammenvorkommen von Kalkspat und Aragonit in einer und derselben Schale waren Veranlassung, daß G. Rose in einer ausgezeichneten Arbeit die ganze Frage nochmals einer eingehenden Prüfung unterzog. In Uebereinstimmung mit Leydolt konstatiert er, daß die Prismen bei Pinna aus Kalkspat bestehen und jedes einem besonderen Krystallindividuum entspricht, dessen Achse der Achse des Prismas parallel ist.

Schon 1828 bemerkte Leop. v. Buch in einer Abhandlung über die Struktur fossiler und recenter Muschelschalen Folgendes (Abhandlungen der Berliner Akademie, 1828): „Wenn man fossile Austernschalen untersucht, deren Schalen gewöhnlich besonders dick sind, so findet man ohne Mühe Lamellen von solcher Stärke, daß der Bruch des Profiles sich leicht untersuchen läßt. Jederzeit sieht man ihn faserig, in dicken, gleichlaufenden Fasern, welche rechtwinklig auf der Fläche der Lamelle stehen. Austern aus der Kreide am See von Borre bei Martignes unweit Marseille zeigen diese Bildung ganz deutlich. Betrachtet man sie nun von oben im Sonnenlichte, so entdeckt man bei einigen Wendungen die sehr kleinen glänzenden Flächen, welche die Faser umgeben und gegen diese bedeutend geneigt sind und welche nichts anderes sein können als nur die des Kalkspat-Rhomboëders, dessen Hauptachse mit der Achse der Faser zusammenfällt.“

„Man darf nicht glauben, daß diese vielleicht nur fossilen Austernschalen, nicht denen eigentümlich sei, wie sie noch jetzt im Ocean gebildet werden, und wohl von einem späteren mineralischen Prozeß abhängig sein mögen. Wenn auch nicht in jeder, so findet man doch in den meisten Austernschalen Lamellen, welche dick genug sind, um die auf der Fläche rechtwinkligen Fasern auf das allerdeutlichste erkennen zu lassen, und ich zweifle nicht, daß man nicht auch bei starker Vergrößerung und sehr hellem Lichte die geneigten Flächen des Kalkspat-Rhomboëders auffinden würde.“ „So wird also jede Lamelle einer Austernschale zu der geraden Endfläche einer 6-seitigen Säule, und die Fasern, wenn man sie bemerkt, sind die Seitenflächen dieser Säule, durch welche vielleicht der Wirkungskreis jener Sekretionsorgane bezeichnet wird. Was nun die Auster gelehrt hat, wird man leicht auch von anderen Schaltieren glauben, welche kohlensaure Kalkerde ausscheiden, um sich daraus ihr Gehäuse zu bilden. Auch giebt es viele Schalen, welche zu ähnlichen Betrachtungen, wie die Austernschale, Veranlassung geben, welche vielleicht erlauben, sie noch deutlicher auseinanderzusetzen. Die faserige Struktur der Schale von Inoceramus hat die Aufmerksamkeit auf diese Muschel gerichtet lange vorher, ehe ihre wahre Form und Gestalt bekannt war. Ebenso faserig erscheint Pinna, Pachymia gigas und die Schale des Nautilus aturi und viele andere.“ (L. v. Buch.)

Betrachtet man den Querbruch von einem Stück der Schale von Pinna mit der Lupe und beizt dasselbe etwas, so kann man nach G. Rose (5) die gegen die Achse geneigten, rhomboëdrischen Spaltungsflächen erkennen und sehen, daß sie in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben, die Kalkspatindividuen also, wenn sie auch mit ihren Hauptachsen parallel stehen, mit ihren Nebenachsen in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben. Von ganz besonderer Bedeutung sind die Aetzfiguren, welchen G. Rose ein eingehendes Studium widmete. Am wichtigsten sind die der geraden Endfläche. „Hier entstehen beim Kalkspat durch Aetzen mit HCl immer vertiefte gleichseitige Dreiecke, deren Seiten stets den Kombinationskanten der geraden Endfläche mit der Fläche des Hauptrhomboëders, oder was dasselbe ist, mit dem ersten 6-seitigen Prisma parallel gehen und in deren Mitte sich die Endecken des Hauptrhomboëders erheben, so daß also die Spaltungsflächen dadurch sichtbar werden. Beim Aetzen der geraden Endfläche des Aragonits erhält man lauter Streifen, die der kurzen Diagonale des rechtwinkligen Querschnittes des Prismas von 116°

Digitized by Google

parallel gehen. Es sind Längsprismen, die sich nach den Enden in Rhombenoktaëder ausspitzen, wodurch verschiedene, oft ganz rhombische Figuren entstehen" (G. Rose). Hat man nun kleine Platten der Schale von Pinna rechtwinklig zur Prismenschicht angeschliffen und untersucht dieselben nach kurzer (30—60 Sek.) Aetzung mit nur wenig verdünnter Säure, sei es direkt (bei dünnen Stücken), sei es nach Abdrücken in Hausenblase, so sieht man in jedem Prisma die rhomboëdrischen Eindrücke, wie auf der geraden Endfläche des Kalkspatprismas, und zwar in jedem Prisma in verschiedener Stellung (vergl. Rose, l. c. Taf. I, Fig. 3).

Ein ganz wesentlich anderes Resultat ergab nun die Untersuchung der Perlmutterschicht bei Pinna, über deren Struktur schon oben gehandelt wurde. „Wenn man eine geschliffene Platte von der Perlmutter von Pinna oder von Avicula margaritifera, die ganz dieselbe Struktur hat, mit HCl ätzt, so sieht man, wie in Fig. 8 (Rose, l. c. Taf. I) krumme, ungefähr parallele, etwas unebene Linien, welche die Durchschnittslinien der dünnen Schichten mit der Schnittfläche sind." Leydolt erhielt unter gleichen Umständen an manchen Stellen symmetrische Sechsecke, welche später G. Rose bei Pinna nigrina auf der inneren Seite der Perlmutterlage, kurz vor ihrem Ende, wo sie sich an der Prismenschicht auskeilt, auch ohne Aetzung fand. Es unterliegt nach G. Rose keinem Zweifel, daß die Sechsecke symmetrische Sechsecke sind, entsprechend dem Querschnitt des Aragonits durch die Kombination des vertikalen Prismas von 116° mit der Längsfläche. Es ergiebt sich somit, daß bei Pinna die äußere Prismenschicht aus Kalkspat und die innere Perlmutterlage aus Aragonit besteht.

Man wird Gümbel (8) beistimmen müssen, wenn er in einem offenen Brief an Dames bemerkt, daß alle bisher beigebrachten Gründe für die Kalkspat- oder Aragonitnatur des die Molluskenschalen bildenden Kalkes nicht so ganz überzeugend sind, so daß man sich „des Gefühls einer gewissen Unsicherheit" nicht entschlagen kann. Bei allen Bestimmungen des specifischen Gewichtes muß vor allem berücksichtigt werden, daß namentlich bei den Schalen der Lamellibranchier die Kalkmasse von reichlichen Mengen organischer Substanz (Conchiolin) durchsetzt ist, wodurch das specifische Gewicht der Schale notwendig verringert werden muß. Demungeachtet schwanken die Werte zwischen 2,65 und 2,9, also thatsächlich zwischen dem des Kalkspats und des Aragonits. Dies kann, wie Gümbel bemerkt, auch nicht durch

Digitized by Google

den Umstand erklärt werden, daß neben kohlensaurem Kalk in der Schalensubstanz stets auch Calciumphosphat, wiewohl nur in geringer Menge, vorkommt. In 100 Teilen des feuerbeständigen Rückstandes der Schalen fand C. Schmidt (12) bei Anodonta 99,45 $CaCO_3$ und nur 0,55 Calciumphosphat. Ehrenbaum (l. c.) führt an, daß die Hauptmasse der Muschelschalen, soweit es sich um anorganische Substanz handelt, aus $CaCO_3$ mit wenig $MgCO_3$ — im ganzen 88—96 Proz. — besteht; der Rest besteht aus Alkalien, Erden und Eisen, welche meist an Phosphorsäure gebunden sind, und oft kommt eine nicht unbeträchtliche Menge von Kieselerde und Thonerde vor. Als wichtig für spätere Erörterungen sei gleich hier erwähnt, daß nach Raspail und Prevost die Muschelschalen in der ersten Zeit ihrer Entwickelung nur oder fast nur aus Calciumphosphat bestehen (cit. in Bronn, Klassen und Ordnungen, Weichtiere, Bd. III, 1, 1862, S. 410). Gümbel hält es daher aus den angeführten Gründen nicht für ausgeschlossen, „daß ein weiterer, noch dichterer Zustand des Kalkkarbonats (als Aragonit) sich an der Zusammensetzung der Molluskenschalen beteiligt".

Ganz neuerdings machte nun in der That Miss Agnes Kelly (vergl. „Natur", 1900, vom 5. Juli) der Mineralogischen Gesellschaft in London Mitteilung über eine neue Modifikation des kohlensauren Kalkes, die sie „Conchit" zu benennen vorschlägt. Diese Substanz bildet nach ihr das Material verschiedener Kalksekretionen und die Grundlage der Molluskenschalen, in denen es bisher als Aragonit galt. Es setzt auch den bekannten Karlsbader Erbenstein zusammen und entsteht auch als Kesselstein. Ueber das specifische Gewicht finde ich a. a. O. keine Angabe, dagegen wird noch angeführt, daß das genannte Mineral negativ einachsig ist, wie Kalkspat, aber keine Spaltbarkeit und Zwillingsbildung zeigt. Beim Erhitzen verwandelt es sich wie Aragonit in Kalkspat, doch geschieht dies schon bei einer niederen Temperatur [1]).

Gegen die anscheinend ganz einwandfreien Resultate der Aetzversuche von Leydolt und G. Rose hat Nathusius-Königsborn Einwände erhoben, indem es ihm wenigstens bei Meleagrina nicht gelungen ist, durch Aetzung mit Salpeter-

1) Ganz neuerdings (Centralblatt f. Mineralogie, Geologie u. Paläontologie, 1901, Nr. 5) hat R. Brauns Gründe beigebracht, die die Identität von Conchit und Aragonit kaum bezweifeln lassen.

Digitized by Google

säure oder Chromsäure Andeutungen einer krystallinischen Struktur zu finden; dagegen konnte er durch Aetzung von Flächenschliffen der Prismenschicht von Pinna in der von Rose empfohlenen Weise (kurze Einwirkung ziemlich konzentrierter Säure) zwar niemals „auch nur die entferntesten Spuren von krystallinischer Bildung" finden, „wohl aber zeigt sich auf den Querschnitten der von den Septen eingeschlossenen Prismen auf den gelungensten Stellen ein zartes Netz oder Maschenwerk, das sich bei hoher Einstellung hell auf dunklem Grunde, bei tiefer Einstellung als ein System dunkler Linien auf hellem Grunde darstellt" (Nathusius, l. c. Taf. XIII, Fig. 66 A). Nathusius ist der Meinung, daß bei der Erosion der Kalksubstanz durch die Säure organische Membranen, welche die erstere durchziehen, unzerstört bleiben und so die netzförmige Zeichnung als Relief auf der Erosionsfläche bilden. Demungeachtet will er die Möglichkeit nicht bestreiten, daß unter Umständen „wirklich Krystallgestalten durch Aetzung bloßgelegt" werden können, um so mehr, als er in der Prismenschicht von Meleagrina „bestimmte Andeutungen einer die organische Struktur durchsetzenden krystallinischen Struktur" gefunden zu haben glaubt.

Fast ebenso skeptisch äußert sich auch v. Gümbel. Bei sehr zahlreichen, an recenten Schalen unternommenen Aetzversuchen konnte er sich in keiner Weise von dem Vorhandensein solcher Aetzfiguren, die sich auf Kalkspat oder Aragonit deuten ließen, mit voller Sicherheit überzeugen. Ueberall trat „die eigentümliche feinere, zellenähnliche Struktur der organischen Häutchen und Membranen" hindernd in den Weg, „welche vielfach die Formen von Aetzfiguren nachahmen". Auf der queren Schlifffläche senkrecht zur Achse der Prismen sah v. Gümbel nach der Aetzung meist sechsseitige, netzförmige Grübchen hervortreten.

Ich habe selbst nur gelegentlich einige wenige Aetzversuche an den Prismen von Anodonta gemacht, bin aber hier nicht zu überzeugenden Resultaten gelangt. Ebensowenig wie es mir hier gelang, Aetzfiguren zu erzielen, welche für den Kalkspat charakteristisch sind, vermochte ich an der Perlmutterschicht jene des Aragonits hervorzubringen. Ich bin weit entfernt, an der Richtigkeit der diesbezüglichen Angaben G. Rose's auch nur im geringsten zu zweifeln, zumal die beigegebenen Abbildungen die Krystallnatur der beobachteten Oberflächenzeichnungen, wie mir scheint, ganz unzweifelhaft darthun. Bei Anodonta sehe ich aber sowohl an der unversehrten Innenfläche der Perlmuttersubstanz, wie

Digitized by Google

auch an zur Oberfläche parallel geführten Schliffen nach Säureätzung immer nur die oben beschriebene Zellenzeichnung, die mit Aragonitkrystallen sicher gar nichts zu thun hat. Ich befinde mich hier durchaus in Uebereinstimmmung mit v. GÜMBEL, welcher ebenfalls schon bemerkte, daß bei schwachem Anätzen eines Flächenschliffes durch die Perlmutterschicht neben der charakteristischen der lamellären Schichtung entsprechenden Parallelstreifung „eine feinzellige Struktur zum Vorschein kommt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Aetzfiguren des Aragonits besitzt", ohne jedoch deren strenge Regelmäßigkeit wahrnehmen zu lassen; auch fand er diese Struktur schon vor der Anätzung angedeutet. „Soweit mein Sehvermögen reicht, konnte ich mich", sagt v. GÜMBEL, „auch an der Perlmutterschicht von dem Auftreten der Aetzfiguren des Aragonits nicht überzeugen." Ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt scheint nach G. ROSE Pinna semiunda zu sein, deren Schale so dünn und durchscheinend ist, daß man ein Bruchstück davon ohne weiteres beobachten kann. „Hier sind nach ROSE fast überall die innersten Blätter der Perlmutterlage in einzelne Sechsecke zerfallen." Ich war leider nicht in der Lage, diese Muschel selbst untersuchen zu können, und kann daher auch nicht sagen, ob es sich hier wirklich um krystallinische Bildungen handelt, wie ROSE meint oder, was mir nach der beigegebenen Abbildung ROSE's fast wahrscheinlicher vorkommt, um eine organisch verursachte Struktur ähnlich wie bei Anodonta.

Dasjenige Mittel, welches geeignet ist, den sichersten Aufschluß über die feinere Struktur des Kalkes in den Schalen der Mollusken zu geben, nämlich die Untersuchung der optischen Eigenschaften, hat bisher auffallenderweise nur in sehr beschränktem Maße Anwendung gefunden, und ich habe daher auch von vornherein mein Augenmerk darauf gerichtet, diese Lücke wenigstens einigermaßen auszufüllen. Die wichtigsten Dienste hat mir diese Methode bei der Untersuchung des feineren Baues und der Entwickelung der Gastropodenschalen geleistet, indessen lieferte auch die optische Prüfung der Prismenschicht bei Lamellibranchiern einige beachtenswerte Resultate.

Hier habe ich zunächst einer Angabe v. GÜMBEL's zu gedenken, die, wenn sie sich bewahrheitete, der optischen Untersuchung, wenigstens der Lamellibranchier-Schalen, nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereiten würde. v. GÜMBEL behauptet nämlich, daß die auf das sorgfältigste entkalkte organische Grundsubstanz (das Conchiolin) „schon an sich ohne die Kalkzwischen-

Digitized by Google

lagen" doppelbrechend und zwar optisch zweiachsig sich verhält; dies soll ebensowohl von den dünnen organischen Lamellen der Perlmuttersubstanz gelten, wie für die verhältnismäßig dicken Scheidewände der Prismen, ferner für die „meist lederartigen, braunen Epidermalhäute" (d. h. das Periostracum) und die Substanz des Schloßbandes (Ligament). Als besonders geeignete Objekte empfiehlt v. GÜMBEL die zarten, glasartig durchsichtigen Deckel junger, eben aus dem Muttertier hervorgekommener Exemplare von Paludina vivipara. „Ebenso geeignet sind die perlmutterartig schimmernden, entkalkten Häutchen von Nautilus, dann die dünnen, durchsichtigen Oberflächen-Membranen von Strombus gigas, die aber auch inmitten der Muschelschalen eingebettet vorkommen" (l. c. S. 395).

Es würde dies kaum besonders überraschen können, da es ja längst bekannt ist, daß die meisten organischen Skeletsubstanzen der Pflanzen sowohl wie der Tiere mehr oder weniger stark doppelbrechend sind (Cellulose, Chitin, Horn, Knorpel). Die von v. GÜMBEL als besonders günstig bezeichneten Objekte habe ich selbst nicht untersucht, sondern mich auf die Prüfung der entkalkten Schalensubstanz von Anodonta beschränkt. Hier vermochte ich aber unter den gleich zu erwähnenden Bedingungen Anisotropie in irgend merklichem Grade nicht nachzuweisen. Weder dünne Lamellen der äußersten rein organischen Schicht (des Periostracums) der Schale, noch auch vorsichtig entkalkte Schliffe durch die Prismenschicht, senkrecht oder parallel zur Achse der einzelnen Elemente, ließen bei Untersuchung in Glycerin oder Balsam doppeltbrechende Eigenschaften erkennen; zwischen gekreuzten Nicols blieben die Präparate bei jeder Lage dunkel.

Ich durfte daher auch sicher sein, daß das optische Verhalten der entsprechenden Objekte vor der Entkalkung, entgegen der Annahme v. GÜMBEL's, durch Anisotropie der organischen Grundsubstanz nicht merklich beeinflußt wird. Ich will selbstverständlich durchaus nicht behaupten, daß Conchiolinpräparate immer und unter allen Umständen sich optisch neutral verhalten, und darf man wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß hier ähnliche Verhältnisse obwalten, wie beispielsweise auch beim Chitin. Schon VALENTIN (13) führt eine ganze Reihe von Beispielen an, welche zeigen, wie sehr verschieden das Vermögen der Doppelbrechung an verschiedenen chitinigen Teilen entwickelt ist (l. c. S. 237 f.), und V. v. EBNER (14) bemerkt (l. c. S. 209), daß man

Digitized by Google

„an Chitinhäuten von Insekten, welche keine komplizierte Skulptur besitzen, in der Regel negative Doppelbrechung an Falten und Querschnitten mit Beziehung auf die Flächennormale als Achse findet, während die reine Flächenansicht fast neutral oder nur schwach doppelbrechend wirkt".

Auch jene dünnen, meist gelb oder grünlich gefärbten Conchiolinlamellen, in welchen sich die Prismenschicht am Schalenrande von Anodonta zu entwickeln beginnt, zeigen keine Spur von Doppelbrechung und bleiben daher zwischen gekreuzten Nicols in jeder Lage dunkel. Um so deutlicher treten dann aber die optischen Eigenschaften der jungen Prismen hervor, von denen man an jedem solchen Präparate alle möglichen Entwickelungsstufen nebeneinander vor sich hat. Während die kleinen, runden Scheibchen, die den allerjüngsten Prismenanlagen entsprechen, zunächst noch einfachbrechend sind, wie die Grundsubstanz selbst, beginnen sie nach Anlagerung der nächsten Schichten sehr bald auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes leuchtend hervorzutreten. Immer ist es der „Kern", also die älteste Schicht, welche diese Eigenschaft zuerst annimmt, und es kann eine solche Prismenanlage, von der Fläche gesehen, im gewöhnlichen Lichte schon 2—3 konzentrische Kreise (Verdickungsschichten) aufweisen, ehe der Kern doppeltbrechend wird; häufig sind die Prismen sogar schon zu beträchtlicher Größe herangewachsen, ehe überhaupt nur eine Spur von Anisotropie hervortritt. Dann macht sich aber auch sofort eine höchst charakteristische Eigentümlichkeit bemerkbar, welche in der Folge alle jungen Prismen auszeichnet, nämlich das Auftreten eines schwarzen Kreuzes, welches die Fläche des optischen Querschnittes in 4 zunächst nur ganz schwach, weiterhin aber hell leuchtende Quadranten teilt. Das zierliche Bild, welches infolgedessen jede solche junge Prismenkolonie zwischen gekreuzten Nicols darbietet, soll Fig. 15 vergegenwärtigen. Es ergiebt sich hieraus unmittelbar die wichtige Folgerung, daß alle jungen Prismen eine sphäritische Struktur ähnlich wie Stärkekörner besitzen. Es ist diese Thatsache keineswegs neu, sondern sie war schon Valentin genau bekannt. In seinem außerordentlich reichhaltigen Werk über die Untersuchung der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Lichte erwähnt er (S. 209) das eigentümliche Bild, welches „eine hinreichend dünne Platte" der äußersten Schalenschicht von Anodonta bei starker Vergrößerung im Polarisationsmikroskope zeigt. „Man sieht dann die polygonalen Zeichnungen, welche durch die von

Digitized by Google

Carpenter abgebildeten Kalkprismen erzeugt werden. Jede einzelne von ihnen zeigt in der günstigsten Azimutalstellung ein dunkles Kreuz, wie eine senkrecht auf die Achse geschnittene Kalkspatplatte. Es schwindet in der Regel oder wird undeutlich, wenn man das Präparat in seiner Ebene dreht, weil der nach Zufall geführte Schliff die optische Achse nicht gerade senkrecht zu durchschneiden pflegt. $^1/_4$ Glimmerplättchen liefert die 2 der negativen Beschaffenheit entsprechenden Punkte in jedem Polygone. Dünne Präparate lassen selbst isochromatische Ringe ohne und noch häufiger mit der Einschaltung von Konvergenzlinsen erkennen" (l. c. S. 210).

Die genauere Untersuchung zeigt nun bald, daß Valentin hier offenbar zwei ganz verschiedene Erscheinungen miteinander verwechselt hat, nämlich einmal das allbekannte Auftreten eines schwarzen Kreuzes im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes, wie es für cylindrische, kugelige oder scheibenförmige Objekte mit konzentrisch gruppierten anisotropen Elementen charakteristisch ist (Stärkekörner, Sphärokrystalle), und andererseits das schwarze Kreuz und die isochromatischen Ringe des Achsenbildes, wie es dünne, senkrecht zur optischen Achse geschnittene Platten einachsiger Krystalle im konvergenten Lichte zeigen.

Beide optischen Phänomene lassen sich nun in der That an den Prismen der Lamellibranchierschalen ohne jede Schwierigkeit nachweisen, aber es verhalten sich die Prismen verschiedener Arten in dieser Beziehung ganz verschieden, und schließen sich im gegebenen Falle beide optischen Wirkungen gegenseitig aus. Es war oben schon davon die Rede, daß die aus einer mehr oder weniger großen Zahl übereinander geschichteter Kalkscheibchen bestehenden jungen Prismen bei Anodonta, von der Fläche gesehen, zwischen gekreuzten Nicols ausnahmslos ein schwarzes Kreuz erkennen lassen, welches beweist, daß hier die doppeltbrechenden Elemente in radialen Reihen um den Mittelpunkt (bezw. die Achse) gruppiert liegen. Die Schenkel des Kreuzes fallen stets in die Polarisationsebenen der beiden Nicols und bleiben natürlich beim Drehen des Präparates in der Ebene des Objekttisches unverändert in ihrer Lage. Eine Ringzeichnung macht sich nur insofern bemerkbar, als an Prismen, die schon aus 3 oder mehr übereinander geschichteten, an Größe von außen nach innen zunehmenden rundlichen Plättchen bestehen, der überragende Rand jedes folgenden durch eine dunkle Linie markiert

Digitized by Google

erscheint. Es sind diese Ringe also einfach Schichtensäume. Je mehr nun ein Prisma in die Länge wächst, desto mehr verliert es natürlich in der Richtung der Achse an Durchsichtigkeit, und desto undeutlicher wird auch bei Betrachtung von der Schalenoberfläche her die Kreuzfigur im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes. Daß aber die ursprünglichen optischen Eigenschaften der der Schalenoberfläche zugewendeten, in die Cuticula (Periostracum) sozusagen eingegrabenen Prismenenden auch bei den ältesten Elementen, deren Wachstum völlig abgeschlossen ist, unverändert geblieben sind, zeigt jedes beliebige Schalenstück, welches von der Innenseite her so weit angeschliffen (resp. angeätzt) wurde, daß nur noch die ältesten, unmittelbar unter der äußersten kalkfreien Schicht des Periostracums gelegenen Prismenenden erhalten sind. Die Sphäritenkreuze sind dann an sämtlichen Elementen auf das schönste zu erkennen. Auf die theoretische Erklärung des in Rede stehenden optischen Verhaltens aller jungen, sowie der zuerst angelegten äußersten Enden sämtlicher voll entwickelten Prismen im polarisierten Lichte braucht hier um so weniger eingegangen zu werden, als sich eine ausgezeichnete Darstellung der einschlägigen Verhältnisse im „Mikroskop“ von Nägeli und Schwendener, II. Aufl. S. 339 ff. findet, die alle möglichen hierher gehörigen Fälle berücksichtigt.

Als wichtigste Folgerung ergiebt sich, daß die Substanz der Prismen, soweit sie das geschilderte Verhalten darbietet, eine ganz bestimmte innere Struktur besitzt, indem doppeltbrechende Elemente in radialen Reihen centrisch um die Achse (resp. den Mittelpunkt der Plättchen) angeordnet sind. Alle Radien einer Querschnittsfläche sind optisch hinsichtlich der Lage ihrer Schwingungsebenen und der Größe der wirksamen Elasticitäten als gleichwertig anzusehen und verhalten sich so „als ob der nämliche Radius im Kreise herumgeführt würde“. Es ist dies die Struktur, wie sie Sphärokrystallen mit anisotropen Elementen allgemein zukommt.

Untersucht man einen nicht zu dünnen Flächenschliff durch die Schale von Anodonta oder Unio, bei welchem man in der Richtung von innen nach außen durch die äußeren Prismenenden längs der Achse hindurchsehen kann, so erhält man zwischen gekreuzten Nicols ein sehr charakteristisches Bild. Am besten benützt man Schalenstückchen vom Rande, etwas oberhalb der Grenze der Perlmutterschicht, welche nach Entfernung des Periostracums

Digitized by Google

von innen her angeschliffen oder angeätzt werden, bis die Perlmutterschicht eben entfernt oder nur eine ganz dünne Lamelle derselben noch erhalten ist. Nach Einschluß in Balsam gewähren solche Präparate ein ganz verschiedenes Bild, je nachdem man bei Betrachtung von der Innenseite her auf die an die Perlmutterschicht angrenzenden Querschnittsflächen der Prismen eingestellt oder durch Senken des Tubus die optischen Querschnitte der abgekehrten äußeren Prismenenden sich zur Anschauung bringt. Ersteren Falls erscheinen im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes die Prismenflächen bei Anodonta und Unio gleichmäßig hell ohne Kreuzfigur, letzteren Falls tauchen dagegen in der Tiefe der Prismen ganz deutlich die Sphäritenkreuze mit den Schichtungsringen auf. Auf den ersten Blick hat es also den Anschein, als ob die in einer besonderen Struktur begründeten Bedingungen für die Entstehung der Kreuze nur innerhalb eines sehr kleinen und zwar des ältesten Abschnittes der Prismen gegeben seien. Indessen läßt sich leicht zeigen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr jeder beliebige Querschnitt eines Prismas das Sphäritenkreuz in gleicher Deutlichkeit zeigt wie die ursprüngliche Anlage, vorausgesetzt, daß die Dicke des Schliffes ein gewisse Grenze nicht überschreitet. Schleift man ein Schalenstück von Anodonta oder Unio von beiden Seiten her so an, daß innen nur eine außerst dünne Lamelle von Perlmuttersubstanz erhalten bleibt, von den Prismen aber nur eine dünne Platte des Fußteiles unmittelbar über der Perlmutterschicht, so treten in derselben die Kreuze auf das allerschönste hervor. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn durch den Schliff eine dünne Lamelle aus der Mitte oder in einem beliebigen anderen Niveau der Prismenschicht isoliert wurde (Fig. 16).

Daraus ergiebt sich also mit Notwendigkeit die Schlußfolgerung, daß jedes einzelne Prisma bei Anodonta (und ebenso bei Unio) in seiner ganzen Ausdehnung sphäritische Struktur besitzt und daß es gewissermaßen aufgefaßt werden kann als eine Säule aus übereinandergeschichteten scheibenförmigen Sphärokrystallen. Es wird unter diesen Umständen begreiflich, daß das Kreuz im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes nur dann deutlich hervortritt, wenn eine aus der Kontinuität des Prismas herausgeschnittene Platte nicht zu dick ist.

Mit diesen aus dem optischen Verhalten abgeleiteten Folge-

Digitized by Google

rungen stimmt nun auch die sichtbare Struktur ganz dünner Quer- oder Schrägschnitte der Prismen vollkommen überein. Der Zufall liefert nicht selten Präparate, bei welchen über einer äußerst dünnen Lamelle der Perlmutterschicht die Prismen so weit abgeschliffen sind, daß nur noch bei günstiger Beleuchtung die Insertionsstellen derselben durch ihre besondere Struktur erkennbar sind. Man überzeugt sich dann ganz deutlich von dem radiärstrahligen, feinfaserigen Gefüge der Prismensubstanz, wobei vielfach am Rande der einzelnen, sozusagen nur angedeuteten Prismenfelder etwas gröber krystallinische Gebilde bemerkbar werden.

Noch viel schärfer ausgeprägt als bei Anodonta fand ich diese Faser- oder Nadelstruktur bei einem in gleicher Weise gewonnenen Präparat von Unio, welches Prismenenden in der nächsten Nähe der Perlmutterschicht in verschiedenem Grade schräg geschnitten zeigte.

Aus später zu erwähnenden Gründen lege ich auf den hier gelieferten Nachweis einer durchgehenden sphärokrystallinischen Struktur der Prismen der Najaden großes Gewicht und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil es, wie gleich gezeigt werden soll, ganz ebenso gestaltete und im gewöhnlichen Lichte ganz gleich aussehende Prismen anderer Muscheln giebt, deren Struktur, wie die optische Untersuchung lehrt, eine völlig verschiedene ist.

Die einzige Angabe, welche ich bezüglich des sphäritischen Baues der jungen Prismen von Anodonta in der Litteratur gefunden habe, rührt her von Moynier de Villepoix (6), welcher in seiner ausgezeichneten und sehr ausführlichen Arbeit, die mir leider erst nach Abschluß der vorliegenden Untersuchung bekannt wurde, unter anderem auch Versuche über Schalenregeneration bei Anodonta mitteilt, aus welchen sich sehr wichtige Folgerungen bezüglich der Bildungsweise des Periostracums, sowie auch der Prismen ergeben.

Es wurden beträchtliche Stücke am Rande oder an der Seite der Schale weggebrochen, so daß der unversehrte Mantel bloßlag. Die Oeffnung wurde entweder mit einem Holzplättchen oder durch ein untergeschobenes Lederstückchen verschlossen, bisweilen aber auch ganz frei gelassen. Die operierten Tiere wurden dann entweder in ein Bassin gebracht, welches von dem Bache gespeist wurde, aus dem die Tiere stammten, oder sie wurden in gänzlich kalkfreiem Wasser gehalten und in diesem Falle mit Diatomeen aus kalkfreiem Wasser gefüttert. Nach 4 Monaten (Februar bis

Juni) waren in allen Fällen die Defekte verschlossen durch neugebildete Schalensubstanz. Handelte es sich um Neubildung des Schalenrandes, so fand sich zunächst das vielfach gefaltete innere Periostracum in ganz normaler Weise regeneriert und an seiner äußeren Fläche („sur sa face externe [par rapport à l'animal]") bedeckt mit Gruppen von Krystallen „en houppes ou en sabliers, quelque fois isolés et en forme de navette ou de prismes mal définis".

Diese Krystalle bestehen nicht aus kohlensaurem Kalk, sie lösen sich in Säuren ohne Gasentwickelung, wobei ein Rückstand in Form der Krystalle übrig bleibt, der den Reaktionen (MILLON's Reagenz) zufolge, aus einer eiweißartigen Substanz besteht. M. glaubt, daß es sich dabei um eine Ausscheidung seitens der benachbarten Epithelzellen handelt, und daß diese Krystalle ein Reservematerial darstellen. Weiterhin erscheinen dann verschiedene Entwickelungsstadien der Kalkprismen, die MOYNIER mit folgenden Worten beschreibt: „Des masses irrégulières à contours définis mais non rigoureusement géometriques, circulaires, elliptiques ou obscurement polygonales, d'abord transparentes, puis granuleuses. Clairsemées au début de la formation, elles se rapprochent graduellement, jusqu'au contact. Un partie de ces masses est sans action sur la lumière polarisée, l'autre au contraire, après le croisement des nicols, brille d'un vif éclat dans le champ obscur de la préparation. Un peu plus loin, les masses en question se rapprochant prennent une forme nettement polygonale. Plus en arrière enfin, les membranes de séparation de ces polygones se replient vers l'intérieur en convergeant vers le centre, mais sans atteindre. Sous un fort grossissement on voit que ces replis séparent des cristaux irradiés autour d'un centre réfringent et que l'ensemble, dans le quel on constate la présence des zones concentriques tres minces donne, à la lumière polarisée, la croix noire charactéristique, autour de laquelle se forment, en outre, des irisations concentriques."

In der v. KÖLLIKER'schen Sammlung befindet sich auch ein Präparat, welches als junge, in Bildung begriffene Austernschale bezeichnet ist. Obschon ich über das Alter des Tieres, von dem das Schalenstück herrührt, nichts angeben kann, der Bau der Austernschale auch in vielen Punkten sehr von dem anderer Muschelschalen und speciell der hier näher behandelten

Digitized by Google

abweicht, so möchte ich doch nicht unerwähnt lassen, daß es sich hier um geradezu prachtvolle, riesig große Sphäriten handelt, welche nur teilweise in geschlossener Schicht, zumeist aber noch vereinzelt in einer gelblich gefärbten organischen Grundsubstanz (Conchiolinhaut) liegen. Sie besitzen die Form großer, konzentrisch geschichteter Rosetten, die fast ausnahmslos aus zwei fächerförmigen, mit breiter Basis aneinander stoßenden Hälften bestehen (Fig. 17). Die Aehnlichkeit mit einem Fächer wird noch dadurch verstärkt, daß ein breiter Rand der Sphäriten durch radiär angeordnete Krystallplättchen gebildet wird, welche, wie die einzelnen Fiedern eines Fächers, nach außen hin breiter werden und stumpf abgerundet enden. Nach dem Centrum zu ist die radiär-faserige Struktur immer weniger deutlich ausgeprägt.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigt jedes solche sphäro-krystallinische Kalkgebilde ein schwarzes Kreuz, während die zwischenliegenden hellen Quadranten in prachtvollen Farbenringen glänzen, so daß ein solches Präparat sicher eines der schönsten Bilder aus dem an überraschenden Farbeneffekten so reichen Gebiete der Polarisationserscheinungen liefert.

Es handelt sich hier sicher entweder um ein Stück des jüngsten noch im Wachstum begriffenen Schalenrandes einer schon älteren oder um ein Schalenstück einer noch im Embryonalstadium begriffenen Auster. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls zeigt sich, daß als Vorläufer aller weiteren Strukturelemente der Schale auch in diesem Falle Sphäriten in einer organischen Grundmasse auftreten.

Dank der großen Liebenswürdigkeit Sr. Excellenz des Herrn Geheimrates v. Kölliker war ich in den Stand gesetzt, eine ganze Anzahl von Flächenschliffen durch die Prismenschicht von Pinna, sowie auch noch von Perna ephippium, einer Crenatula (spec.?) und einer Avicula (spec.?) in Bezug auf ihr optisches Verhalten zu untersuchen. Es ergab sich dabei das sehr überraschende Resultat, daß in allen diesen Fällen die Prismen nicht sphäritisch gebaut sind, sondern die Eigenschaften echter Kalkspatkrystalle darbieten, wie dies auch schon von anderer Seite für die Prismen gewisser Lamellibranchier-Schalen behauptet wurde.

Am eingehendsten hat sich über diesen Punkt neuerdings Ehrenbaum (l. c.) geäußert. Er hält es für unzweifelhaft, „daß der Kalk bei Mytilus ebenso wie bei allen anderen Schalen krystallinisch, in gewissen Teilen sogar krystallisiert

ist" (Prismen von Pinna). An Querschliffen durch die Prismenschicht von Mytilus rechtwinklig zum Schalenrande hat schon v. Nathusius-Königsborn und später Tullberg gewisse Linien beschrieben, welche besonders nach Aetzung mit Essigsäure hervortreten sollen und von Tullberg „als krystallinische Flächen" in dem kohlensauren Kalke der Prismen gedeutet werden, welcher daher hier „gewissermaßen krystallisiert" auftritt. Ehrenbaum fügt noch hinzu, daß es ihm gelungen sei, innerhalb der blauen Substanz „drei verschiedene Spaltungsrichtungen" aufzufinden, „von denen die eine untergeordnete mit der Längsachse der Kalknadeln zusammenfällt, während die beiden anderen regelmäßig wiederkehrende Winkel damit bilden". Bezüglich der Prismen von Pinna wurde schon früher der hauptsächlich auf Grund von Aetzversuchen gewonnenen Anschauung von G. Rose und Leydolt gedacht, wonach jedes der großen säuligen Prismen als ein Krystallindividuum zu betrachten sei mit konstant gelagerter Hauptachse. Ehrenbaum fügte dann später die wichtige Thatsache hinzu, „daß Querschliffe dieser Säulen im konvergenten polarisierten Lichte in der That das charakteristische einfache, dunkle Kreuz der optisch einachsigen Mineralien mit unverkennbarer Deutlichkeit zeigen" (l. c. S. 13), und er hält sich zu dem Analogieschlusse berechtigt, gleiche optische Eigenschaften auch bei den kleinen Prismen (Nadeln) von Mytilus anzunehmen, obschon die Kleinheit der Elemente eine genaue Untersuchung kaum möglich erscheinen läßt, da jedes das Bild des anderen stört. Dagegen gelang es Ehrenbaum, hier durch Maceration ganze Bündel oder auch einzelne Kalknadeln zu isolieren und festzustellen, „daß sie sich im polarisierten Lichte vollkommen wie hexagonale Krystallindividuen verhalten". Beim Drehen des polarisierenden Nicols fallen die Auslöschungsrichtungen immer genau mit der Längsachse der Nadeln zusammen.

Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit der Angaben Ehrenbaum's hinsichtlich des Achsenbildes in den Prismen von Pinna im konvergenten polarisierten Lichte zu überzeugen, und besonders bei Benützung eines sogen. „Achsenbild-Okulares" macht die Beobachtung nicht die geringsten Schwierigkeiten.

Untersucht man einen Flächenschliff durch die Prismenschicht einer der zuletzt genannten Muscheln in gewöhnlicher Weise

zwischen gekreuzten Nicols, so erhält man ein Bild, welches auch, abgesehen von dem Fehlen der Sphäritenkreuze, ganz wesentlich von dem abweicht, welches ein entsprechender Schliff durch die Prismenschicht der Najaden darbietet.

Was vor allem auffällt, ist die sehr verschiedene Helligkeit der einzelnen polygonalen Prismenquerschnitte, die zwischen tiefem Schwarz und voller Lichtstärke wechselt. Dreht man das Präparat um seine Achse in der Ebene des Objekttisches, so überzeugt man sich sofort, daß die große Mehrzahl der ganz dunklen Felder sich aufhellt und bei einer ganzen Umdrehung in 4 Stellungen im Maximum hell, bei anderen 4 Stellungen aber schwarz erscheint. Es ist dies ausnahmslos dann der Fall, wenn ein Querschnitt zwischen gekreuzten Nicols überhaupt nicht ganz schwarz erscheint, sondern nur grau in verschiedenen Tönen. Von den unter diesen Umständen ganz schwarzen Feldern giebt es immer einige, wiewohl meist nur in geringer Zahl, welche in jeder Lage dunkel bleiben. Unter den mir zur Verfügung stehenden Schliffen finden sich zwei von Pinna, die in diesem Sinne gewissermaßen als Gegenstücke gelten können, indem bei dem einen fast sämtliche Felder im dunklen Gesichtsfelde nahezu gleich hell erscheinen und auch beim Drehen des Objekttisches in keiner Lage schwarz werden, sondern sich nur in geringem Grade 4mal verdunkeln, während das andere Präparat ein gerade gegenteiliges Verhalten zeigt, indem fast sämtliche Prismenquerschnitte zwischen gekreuzten Nicols tiefschwarz erscheinen und bei Drehung auch so bleiben. In dem erstgenannten Präparat, welches eine ziemlich dicke, senkrecht zur Längsachse der Prismen geschliffene Platte ist, finden sich eine ganze Anzahl von Querschnittsfeldern, welche bei Drehung des Objekttisches sich überhaupt nicht in merklichem Grade verdunkeln. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß diese Erscheinung einfach darauf beruht, daß namentlich bei Benützung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates die die doppeltbrechende Platte durchsetzenden Strahlen nicht wirklich parallel durchtreten, so daß bei der sehr starken Anisotropie des Kalkspates die Doppelbrechung der zur Achse geneigten Strahlen notwendig zu einer Aufhellung des Gesichtsfeldes bei gekreuzten Nicols führen muß. In der That genügt schon die Entfernung des Kondensors, um auch in einem Falle, wie bei dem oben erwähnten Präparat, wo vorher die Helligkeit der Prismenfelder beim Drehen des Objekttisches fast

Digitized by Google

oder ganz unverändert bleibt, sofort das für Präparate von Pinna sonst charakteristische Bild einer Mosaik von hellen und tiefdunklen Feldern hervorzurufen, von denen die große Mehrzahl beim Drehen des Präparates in der Ebene des Tisches 4mal hell und 4mal dunkel erscheint, und nur wenige im dunklen Gesichtsfelde bei jeder Lage dauernd dunkel bleiben. Der erwähnte Schliff, welcher dieses letztere Verhalten an fast allen Querschnitten erkennen läßt, zeichnet sich durch große Dünne aus und scheint, nach der geringen Größe der Querschnitte zu schließen, aus einem der Schalenoberfläche nahe gelegenen Niveau der Prismenschicht zu stammen. Ganz ebenso wie bei Pinna verhalten sich in Hinsicht auf die verschiedene Helligkeit in einem Flächenschliff zwischen gekreuzten Nicols auch die Prismenfelder bei Perna ephippium, Avicula und Crenatula. Ueberall erscheint im Gegensatz zu den Najaden eine Mosaik heller und dunkler Querschnitte, deren relative Anordnung natürlich bei jeder neuen Lage des Präparates in der Ebene des Objekttisches wechselt. Die gleichen Eigenschaften finden sich endlich auch an einem Flächenschliffe durch eine fossile Aptychus-Schale und sind hier infolge der außergewöhnlichen Größe der einzelnen Querschnittsfelder nur um so auffallender.

Erst nachträglich wurde ich darauf aufmerksam, daß bereits v. Ebner (15) bei Untersuchung der Spicula von Kalkschwämmen durch die Erscheinung überrascht wurde, daß dieselben unter Umständen bei jeder Lage zwischen gekreuzten Nicols hell bleiben (l. c. S. 64 f.): „Nimmt man dickere Objekte, z. B. die kolossalen Dreistrahler von Leucaltis solida oder die dicken Stabnadeln von Leucandra aspera, und bringt sie in eine Stellung, in welcher die optische Achse senkrecht oder nahezu senkrecht steht, so sieht man dieselben stets sehr hell leuchten im dunklen Gesichtsfelde in jedem Azimute.“ v. Ebner konstatierte auch schon, daß senkrecht zur Achse geschliffene Kalkspatplatten oder kleine, mit der Achse vertikal gestellte Kalkspatkrystalle, zwischen gekreuzten Nicols im parallelen Lichte untersucht, genau das gleiche Verhalten erkennen lassen und erklärt die Erscheinung ganz richtig dadurch, daß es selbst ohne Kondensor immer Lichtkegel, nicht parallele Lichtstrahlen sind, welche das Objekt beleuchten. „Daß man unter diesen Umständen trotzdem kein schwarzes Kreuz — entsprechend den Polarisationsebenen der Nicols, in welchen ja kein Licht durch das Objekt geht — sehen kann, wird man begreifen, wenn man bedenkt, daß ja nicht das Bild der Blendungsöffnung zur Beobach-

tung kommt, sondern das Objekt selbst, das Punkt für Punkt in gleicher Weise Licht aussendet" (v. Ebner). „Daß die genannte Erscheinung bei den Kalkschwammnadeln (ebenso den Prismen der betreffenden Muscheln B.) und am Kalkspate zur Beobachtung kommt, liegt an der außerordentlich starken Doppelbrechung dieser Objekte; es ist begreiflich, daß bei einer geringen Differenz der Brechungsquotienten eine schwache Neigung der das Objekt durchleuchtenden Strahlen keinen merklichen Effekt erzielen kann; ebenso ist es begreiflich, daß die Erscheinung umsomehr zurücktritt, je dünner das Objekt, je kleiner mithin der Gangunterschied der im Objekt polarisierten Strahlen wird."

Auch v. Gümbel wurde offenbar durch dieselbe Erscheinung irregeführt, wie aus der folgenden Bemerkung sich ergiebt (l. c. S. 396): „Wäre der Kalk (der Prismen von Pinna und Avicula) in Form des Kalkspates ausgebildet, so dürfte man nach Analogie der Crinoidensäulen doch wohl annehmen, daß, wie dies auch aus den von G. Rose an seinen Aetzfiguren gezeichneten Rhomboëderchen zu entnehmen wäre, die Längsrichtung der Waben oder Röhrchen (Prismen) der optischen Achse entsprechen würde. Bringt man indes die Querschnitte solcher Wabenschichten unter den Polarisationsapparat, so bleiben bei recenten Schalen fast sämtliche Waben auch bei gekreuzten Nicols hell, nur einzelne verdunkeln sich schwach, und sehr vereinzelte werden ganz dunkel. Bei der großen Menge von querdurchschnittenen Prismen, welche man in einem Durchschnitte beobachten kann, läßt sich dies doch wohl nicht davon ableiten, daß der Schnitt nicht vollkommen senkrecht zu der optischen Achse geführt ist."

Wenn man mit G. Rose und Leydolt jedes der Pinna-Prismen für ein Krystallindividuum mit konstant gelagerter Hauptachse ansehen will und wenn man sich andererseits der Thatsache erinnert, daß bei säulig entwickelten Kalkspatprismen die optische Achse mit der krystallographischen zusammenfällt, so würde man in der That zunächst wohl ein anderes optisches Verhalten der senkrecht zur geometrischen Achse durchschnittenen Prismen erwarten müssen, als es sich bei Anwendung des polarisierten Lichtes wirklich findet. Bei wenigstens annähernd paralleler Durchstrahlung in der Richtung der Achse hätten die Querschnittsflächen zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates gleichmäßig dunkel bleiben müssen. Dies ist aber thatsächlich nur ganz ausnahmsweise der Fall, während die weitaus größte Mehrzahl der Felder, sich wie anisotrope Krystall-

Digitized by Google

platten verhalten, deren optische Achse irgend einen Winkel mit den einfallenden Lichtstrahlen bildet, d. h. bei Drehung des Objekttisches in 4 Stellungen hell und in 4 anderen dunkel erscheinen. Man sieht sich daher zu dem Schluß gedrängt, daß bei Pinna und den anderen genannten Seemuscheln die innerhalb der Prismenschicht parallel nebeneinander liegenden Säulen zwar in Bezug auf ihre geometrischen Hauptachsen gleichgerichtet sind, nicht aber in Bezug auf ihre optischen Achsen, welche letztere vielmehr mit jenen Winkel von wechselnder Größe bilden. Nur selten fällt wie in einem wirklichen Kalkspatprisma die krystallographische Hauptachse mit der optischen Achse zusammen. Immer jedoch sind die beiden Schwingungsrichtungen wie in einem echten Krystall durch das ganze Prisma gleichgerichtet.

Hiermit stimmt auch das Bild überein, welches ein parallel den Prismenachsen geführter Querschnitt der äußeren Schalenlage von Pinna zwischen gekreuzten Nicols darbietet. Während die große Mehrzahl der Prismen dunkel erscheint, wenn die geometrische Längsachse mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Nicols zusammenfällt, giebt es doch fast in jedem Schliffe einzeln oder gruppenweise zusammenstehende Elemente, welche unter gleichen Umständen in wechselndem Grade hell erscheinen, bei denen also wieder zwar die räumliche Lage mit der der anderen übereinstimmt, nicht ebenso aber die optische Orientierung.

Ein etwas dicker, sonst aber tadelloser Querschliff der Schale von Meleagrina margaritifer zeigt wieder die schon oben erwähnte Erscheinung, daß fast alle Prismen bei jeder Lage im dunklen Gesichtsfeld hell bleiben; die Erklärung ist natürlich hier dieselbe wie in jenem Falle beim Flächenschliff.

Es stand mir auch ein Präparat zur Verfügung, welches, in Balsam eingeschlossen, prachtvolle, nach einer mir unbekannten Methode völlig isolierte Prismen von Pinna enthielt; eines derselben ist in Fig. 5 abgebildet.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigte sich nun, daß nur ein Teil der Prismen das Maximum der Dunkelheit dann erreichte, wenn die geometrische Längsachse mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Nicols zusammenfiel, viele andere blieben unter diesen Umständen mehr oder weniger hell, indem ihre optische Achse mit der Längsachse der Prismen einen mehr oder weniger großen Winkel bildet.

Um nun den Charakter der Doppelbrechung zu bestimmen — ob ein- oder zweiachsig, positiv oder negativ — benutzt man mit Vorteil die Untersuchung im konvergenten Licht, um die Art des Achsenbildes festzustellen. Ich bediente mich, wie schon erwähnt, eines Achsenbildokulars von Zeiss in Verbindung mit dem Objektivsystem D. (Bringt man eine optisch einachsige planparallele Krystallplatte so auf den Objekttisch, daß ihre optische Achse senkrecht zur Ebene des Tisches steht, so besteht bekanntlich das Achsenbild im konvergenten Licht aus einem System von farbigen Ringen, die von einem dunklen Kreuz durchsetzt werden; bei Drehung der Krystallplatte ändert sich nichts an diesem charakteristischen Bilde. Ganz übereinstimmend verhalten sich nun auch dünne Querschnitte der Prismen von Pinna.) Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man an jeder beliebigen Stelle eines senkrecht zur Achse der Prismen gerichteten Flächenschliffes wenigstens Andeutungen der schwarzen Achsenkreuze und besonders auch der isochromatischen Ringsysteme. Da jedoch, wie schon erwähnt, die optische Achse der Prismen nur selten mit der krystallographischen Hauptachse zusammenfällt, auch die optischen Wirkungen benachbarter Elemente sich gegenseitig stören, so muß man selbst an einem sonst tadellosen Präparat immerhin etwas suchen, bis man Stellen findet, an welchen das Kreuz mit den Ringen in voller Deutlichkeit zu erkennen ist. Beim Drehen des Objekttisches bleibt das Bild ganz unverändert, es handelt sich daher um eine optisch einachsige Substanz (Kalkspat), deren negativer Charakter außerdem leicht festzustellen ist. Entsprechend dem Umstande, daß die optische Achse der einzelnen Prismen in der Regel mehr oder weniger von der Vertikallage abweicht, fällt auch nur ausnahmsweise die Mitte des Achsenkreuzes mit dem Centrum des Gesichtsfeldes zusammen und liegt vielfach ganz nahe am Rande desselben. Man sieht dann das Achsenbild am deutlichsten, wenn man excentrisch in passender Richtung durch das Okular blickt. In einigen Fällen wollte es mir scheinen, als ob das Achsenbild nicht einer ein-, sondern einer zweiachsigen Substanz zugehörte (Aragonit), indem beim Drehen des Objekttisches das schwarze Kreuz sich anscheinend in 2 hyperbolische Büschel auflöste. Indessen möchte ich hierauf um so weniger Gewicht legen, als bei dem unmittelbaren Nebeneinandersein zahlreicher optisch wirksamer Elemente ein Irrtum nur zu leicht möglich ist. Ganz ausgezeichnet schön ließ sich das Achsenbild einachsiger Krystalle an den sehr großen Querschnitten der prismatischen Elemente einer fossilen Aptychus-Schale erkennen.

Digitized by Google

Es kann auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen nicht zweifelhaft sein, daß die Prismen der genannten Seemuscheln in der That, wie dies schon G. Rose und Leydolt[1]) annahmen, typischen Krystallcharakter besitzen, indem jedes einzelne Prisma wenigstens in optischer Hinsicht sich wie ein Kalkspatkrystall verhält, obschon in seine Zusammensetzung neben anorganischer nachweislich auch reichliche Mengen organischer Substanz eingehen. Es besteht daher, wie man sofort sieht, zwischen diesen Prismen und den von v. Ebner so eingehend untersuchten Nadeln der Kalkschwämme einerseits, den oft so überaus komplizierten Skeletelementen der Echinodermen andererseits eine ganz auffallende Uebereinstimmung. Während aber in jenem Falle die schön entwickelte Prismenform ganz naturgemäß die Vermutung erweckt, daß es sich auch wirklich um Krystalle handelt und die sphäritische Struktur der Najaden-Prismen einen ganz unerwarteten Befund bildet, verhält es sich gerade umgekehrt bei den Skeletelementen der Calcispongien und Echinodermen, deren zum Teil höchst sonderbare Formen an alles andere eher denken ließen als an Krystalle. In allen diesen Fällen muß man aber, wie schon v. Ebner hervorhob, stets im Auge behalten, „daß neben der Krystallstruktur noch eine eigentümliche Verteilung verschiedener Bestandteile..... vorhanden ist, welche bei Krystallen, die sich unabhängig von lebender Substanz bilden, nicht vorkommt." Die Bezeichnung „Biokrystalle", welche seiner Zeit Haeckel, freilich auf Grund unzutreffender Voraussetzungen, für die Spicula der Kalkschwämme vorgeschlagen hat, erscheint daher auch für unsere Prismen durchaus zutreffend, um so mehr als sich herausstellte, daß es sich in morphologischer Hinsicht sozusagen um Pseudokrystalle handelt, deren optisch nachweisbare Krystallstruktur in keiner festen Beziehung zur geometrischen Form steht. Es kommt weiter dazu, daß es sich nach Aussage der chemischen Analyse zwar vorwiegend, aber nicht ausschließlich um kohlensauren Kalk handelt, sondern vielmehr um ein Gemenge von Calciumkarbonat und Phosphat in wechselndem Verhältnis, um Mischkrystalle, deren äußere Form,

1) Leydolt hatte sich bereits bemüht, an geschliffenen Plättchen der Schale von Pinna ein Polarisationsbild der Prismen zu erhalten; doch blieben seine Versuche resultatlos, „indem die Kalksubstanz nicht den nötigen Grad von Durchsichtigkeit besitzt".

Digitized by Google

wenn überhaupt, nur zum kleinsten Teil vom Krystallisationsprozesse abhängt, indem die Flächenbegrenzung im wesentlichen durch die gegenseitige Abplattung nahe beieinander stehender, ursprünglich rundlicher (cylindrischer) Gebilde bedingt wird. Auch ist ja der so deutlich geschichtete Bau mit der Annahme echter Krystalle nicht verträglich.

Einer merkwürdigen Unsicherheit begegnet man in der Litteratur bezüglich der optischen Eigenschaften der Perlmuttersubstanz, obschon dieselben verhältnismäßig oft untersucht wurden.

Schon im Jahre 1814 hat Brewster die Perlmutter optisch untersucht und der Substanz unter anderem auch die Fähigkeit zugeschrieben, das Licht in einer ganz besonderen Weise zu polarisieren („a new species of polarisation"), wodurch sie gewissermaßen einen Uebergang bilde zwischen krystallisierten und nicht krystallisierten, polarisierenden Körpern. Das Besondere erblickt Brewster in dem Umstande, daß Lichtstrahlen, welche von einer Perlmutterplatte unter einem Winkel von 60° reflektiert werden, in derselben Weise polarisiert sind wie das von einer gewöhnlichen Glasplatte reflektierte Licht; dagegen sei das durchgelassene Licht nicht wie in diesem Falle senkrecht zum zurückgeworfenen polarisiert, sondern im gleichen Sinne wie dieses („the polarisation having no reference to any fixed line in the plate") und vollständig (wholly). Später (1856) hat dann Leydolt einige Bemerkungen über das Verhalten dünn geschliffener Plättchen von mehreren Muschelschalen im polarisierten Lichte gemacht und dabei die optische Zweiachsigkeit der Schalensubstanz von Meleagrina margaritifer konstatiert. Es wird aus dem Wortlaut nicht klar, ob er bloß die Perlmutterschicht oder auch die Prismenlage meint, indem er sich auf die kurze Bemerkung beschränkt, daß „bei Plättchen der Perlmuttermuschel und anderer, welche ein ähnliches Farbenspiel zeigten, deutlich zwei Ringsysteme mit einem dunklen Streifen, wie bei optisch zweiachsigen Krystallen", im Amici'schen Polarisationsmikroskop erscheinen. Später folgt dann noch die zusammenfassende Angabe, daß „die Schale der meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bloß aus rhomboëdrischem, bei Meleagrina **größtenteils** aus prismatischem, bei Pinna der äußere größere aus rhomboëdrischem, der innere kleinere perlmutterglänzende (Anteil) aus prismatischem Kalk besteht".

Daß der Perlmuttersubstanz doppelbrechende Eigenschaften zukommen, hat auch v. KÖLLIKER (1860) bei verschiedenen Muscheln und Gasteropoden-Schalen konstatiert, indem er an Flächenschliffen beobachtete, daß Pilzfäden, die nicht selten die Schalensubstanz durchwuchern, bei einer gewissen Einstellung doppelt erscheinen. „Verfolgte man die ohne Ausnahme schief durch den Schliff verlaufenden Röhrchen in verschiedenen Tiefen, so ergab sich leicht, daß ein und derselbe Pilzfaden in den oberflächlichen Schichten des Schliffes einfach war, in den tieferen Lagen dagegen doppelt wurde, in der Art, daß die zwei Bilder immer mehr auseinandertraten, je mehr man den tiefsten Schichten sich näherte. Wendete man den Schliff um, so ergab sich das Umgekehrte, was mithin entschieden darthut, daß nicht eine Teilung der Pilzfäden, sondern nur Doppelbilder derselben vorlagen." Bei Anwendung eines NICOL'schen Prismas zeigte sich, „daß beim Drehen desselben bald das eine Doppelbild, bald das andere verschwand, während bei einer mittleren Stellung beide sichtbar waren, was mithin beweist, daß die Lichtschwingungen der beiden Bilder nur in bestimmten Ebenen sich fortpflanzen oder polarisiert sind, wie dies bei den von doppeltbrechenden Medien erhaltenen Bildern der Fall ist". Offenbar ohne Kenntnis der Arbeit von LEYDOLT läßt KÖLLIKER die Frage nach der ein- oder zweiachsigen Natur der Perlmuttersubstanz unentschieden.

Ziemlich gleichzeitig (1861) hebt auch VALENTIN (l. c. S. 180) hervor, daß eine dünne, an der Oberfläche schillernde Perlmutterplatte in der nahe vor das Auge gehaltenen Turmalinzange „die Ringe des einen Poles mit der sie durchsetzenden Hyperbel" giebt „wie eine Aragonit- oder Glimmerplatte". An einer späteren Stelle (l. c. S. 188) macht VALENTIN noch die Bemerkung, daß es ihm auch bei Anwendung eines von DOVE und PLÜCKER angegebenen Verfahrens zur Prüfung auf Ein- oder Zweiachsigkeit gelungen sei, „in einem Schalenschliff von Unio margaritifera nachzuweisen, daß er nicht aus Kalkspat, sondern aus Aragonit bestand". Nach VALENTIN gäbe es aber auch irisierende Perlmutterpräparate, „welche die Polarisationsfiguren einachsiger Krystalle vollständig oder annähernd darbieten und in dem letzteren Falle Kreuz und Ringe zeigen, welche in wenig abstehende Hyperbeln und Ovale bei $\pm$ 45° übergehen" (Pinna nobilis, Turbo marmoratus, Trochus niloticus, Haliotis striata). Andere Präparate (Meleagris margaritifera, Nautilus

Digitized by Google

flammatus und käufliche Perlmutter) lieferten entschieden zweiachsige Bilder (Valentin, l. c. S. 210, Fig. 70).

„Von der Oberfläche losgesprengte Splitter einer Doppelperle von Meleagris lieferten nach Valentin unter ± 45° sehr kleine, regelmäßige, ovale Ringe mit Hyperbeln, die jedoch schon innerhalb des ersten Ringes aufhörten. Das bei 0° und 90° sehr scharf auftretende Kreuz hatte einen mindestens 3—4 mal so breiten Arm senkrecht auf der Verbindungslinie der Pole, als dieser entsprechend."

Brewster, der als der eigentliche Entdecker der zweiachsigen Doppelbrechung der Perlmuttersubstanz zu bezeichnen ist, hat auch bereits Bestimmungen des Achsenwinkels gemacht (Philosoph. Transact., 1818, p. 230) und denselben 11° 28′ gefunden. Bei einer ungefähren Messung fand Valentin in einer Perlmutterplatte den äußeren Achsenwinkel zu 27—28°. Der Aragonit besitzt nach Des Cloizeaux 30° 50′ als äußeren und 17° 50′ als theoretischen und 18° 12′ als beobachteten inneren Achsenwinkel (für Gelb). (Dippel giebt in einer ganz neuen Arbeit den Achsenwinkel des Aragonits zu 18° 18′, den der Perlmuttersubstanz dagegen zu etwa 12° an.) Die Abweichung zwischen beiden ist, wie man sieht, nicht unwesentlich und wird von Valentin so gedeutet, daß möglicherweise „die optischen Achsen der übereinander liegenden Blätter der Perlmutter sich unter verschiedenen Winkeln schneiden und man daher hier die gleiche Abnahme des Achsenwinkels hat wie bei einem System von Glimmerplättchen, deren Achsen schief gegeneinander gestellt werden". Jedenfalls wechselt der scheinbare Achsenwinkel in Perlmutterplatten, die von verschiedenen Mollusken stammen.

Die besten Polarisationsbilder liefern nach Valentin Perlmutterpräparate, „wenn ihre Oberfläche bei dünnen Blättern stark irisiert und bei dickeren Platten in weißen und bläulichen Farben glänzt. Die Präparate mit matten Oberflächen dagegen, die in einer anderen Richtung als der der Irisation geschnitten sind, liefern gar keine Polarisationsfiguren oder geben sie höchstens in der Nachbarschaft abgesplitterter Kanten".

Aus neuerer Zeit ist mir nur noch eine Bemerkung von Ehrenbaum (l. c.) bekannt, welcher ganz mit Unrecht bezweifelt, „daß die Leydolt'schen Resultate für die Perlmutter in der gewünschten Weise verwertet werden können, zumal da es sich bei der Perlmutter gar nicht so wie bei der Säulenschicht von Pinna um wirklich krystallisierte, sondern vielmehr um krystallinische

Digitized by Google

Bildungen zu handeln scheint". Hätte sich EHRENBAUM, der VALENTIN's Arbeiten offenbar gar nicht kannte, die Mühe genommen, auch nur ein einziges Präparat der Perlmuttersubstanz mit dem Polarisationsmikroskop genauer zu untersuchen, so würde er sich ohne alle Schwierigkeit von der vollkommenen Richtigkeit der Angaben LEYDOLT's bezüglich der Beschaffenheit des Achsenbildes überzeugt haben. Was aber die krystallinische Natur der Perlmutter betrifft, so liegt hier, wie mir scheint, wenigstens in manchen Fällen mehr Berechtigung vor, von „Krystallen" in mineralogisch-krystallographischem Sinne zu reden, als bei den Prismen der Säulenschicht. Man denke nur an die von ROSE bei Pinna auf der Innenseite der Perlmutter beobachteten 6—8-seitigen Tafeln, deren Krystallnatur auch EHRENBAUM nicht bezweifelt.

Im direkten Gegensatz zu der hier vertretenen und durch die besonderen optischen Eigenschaften wohl hinreichend gerechtfertigten Ansicht betrachtet MOYNIER DE VILLEPOIX den Kalk der Perlmuttersubstanz als amorph. „La prédominance de la conchyoline n'exclut pas la présence du carbonate de chaux en abondance dans cette conche (Perlmutterschicht von Anodonta), mais ce dernier n'y présente plus de forme cristalline apparente; il y est déposé à l'état amorphe entre des feuillets de la conchyoline et probablement même impregn cette dernière" (MOYNIER, l. c. p. 480).

Mit Hilfe des schon erwähnten Achsenbildokulars habe ich an jedem genügend dünnen Flächenschliff der Perlmutter unserer Najaden das so überaus charakteristische Achsenbild zweiachsiger Körper gesehen. Ich brauche mich auf eine nähere Beschreibung desselben nicht einzulassen und erwähne nur noch, daß ganz neuerdings auch DIPPEL wieder das Achsenbild der Perlmuttersubstanz beobachtet hat (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII, Heft 2, 1900). „Ein auf der einen Fläche eben geschliffenes, sehr dünnes Perlmutterblättchen (Achsenwinkel etwa 12°) giebt einmal unter 0°, dann unter 45° orientiert, Bilder, welche etwa denen einer sehr dünnen Salpeterplatte zu vergleichen sind (l. c. Fig. 10 u. 11), während die lemniscatischen Kurven infolge der nicht ganz ebenen anderen Fläche etwas verzerrt erscheinen" (l. c. S. 155).

Da, wie oben schon bemerkt wurde, v. GÜMBEL gerade die entkalkten Lamellen der Perlmuttersubstanz für besonders günstige Objekte erklärte, um die von ihm behauptete zweiachsige Doppelbrechung der organischen Grundsubstanz der Molluskenschalen zu

beobachten, so habe ich nicht unterlassen, mehrfach gute Flächendünnschliffe durch die Perlmutterlage von Unio und Anodonta unter dem Deckglase mit Essigsäure langsam zu entkalken. Dabei sind mir einige Strukturverhältnisse aufgefallen, die ich nachträglich noch erwähnen möchte.

Als erster Erfolg der Säurewirkung macht sich immer, wie schon Ehrenbaum gesehen hat, eine außerordentlich deutliche Zellenzeichnung (polygonale Felderung) bemerkbar, auch wenn vorher außer der gewöhnlichen auf jeder Schlifffläche sichtbaren etwas welligen Parallelstreifung keine Andeutung der Felderung erkennbar war. Man kann sich gerade an solchen Präparaten leicht überzeugen, daß der Zellenzeichnung in der That eine Art von prismatischer Struktur der Perlmuttersubstanz zu Grunde liegt, indem sich durch Heben und Senken des Tubus die Grenzen jedes Feldchens eine Strecke weit in die Tiefe verfolgen lassen. Ist der Kalk vollständig entfernt, so sieht man an der Oberfläche nur mehr ein System paralleler Fasern, während bei tieferer Einstellung die Zellenzeichnung noch ganz deutlich hervortritt.

Betrachtet man nun einen solchen entkalkten Flächenschliff, der vorher prachtvolle Achsenbilder gab, zwischen gekreuzten Nicols, so zeigt sich bei keiner Lage auch nur die geringste Spur von Doppelbrechung, und das Gesichtsfeld bleibt vollkommen dunkel. Daß natürlich unter diesen Umständen auch von einem Achsenbild nicht die Rede sein kann, versteht sich von selbst, und ich kann mir die ganz detaillierten Angaben v. Gümbel's nur so erklären, daß seine Präparate nicht völlig entkalkt waren, wozu auch bei ganz dünnen Schliffen immer mehrere Stunden erforderlich sind. Bei den von ihm unter Beihilfe von Professor Groth vorgenommenen Bestimmungen des Achsenwinkels ergab sich eine große Variabilität desselben. Groth fand, „daß die ihm übergebenen entkalkten Membranen verschiedener Mollusken-Schalen sehr verschiedene Stärke der Doppelbrechung (auch das spricht für unvollständige Entkalkung, B.) und zwar an verschiedenen Stellen verschiedene Achsenwinkel zu erkennen geben, und daß letztere stellenweise so groß sind, daß die Achsen gar nicht mehr in das ungefähr 90° umfassende Gesichtsfeld kommen. (Der scheinbare Achsenwinkel also größer als 90°). Am besten bestimmbar erwies sich der Achsenwinkel an den Deckeln von Paludina vivipara zu 12°. . . . Die Achsenebene steht tangential zu den konzentrischen Anwachsstreifen dieser Deckel". Leider war ich nicht in der Lage, solche Deckel unter-

Digitized by Google

suchen zu können, und kann daher nur für die Prismen und Perlmuttergrundsubstanz der geprüften Muscheln das Fehlen anisotroper Eigenschaften mit Sicherheit behaupten.

Bemerkt sei noch, daß nach v. Gümbel die gleichen optischen Erscheinungen (Zweiachsigkeit) auch an den Perlmutterschichten versteinerter Schalen hervortreten, was offenbar darauf hinweist, daß die Natur des Kalkes bei dem Versteinerungsprozesse keinerlei Veränderungen erfahren hat. So ließ sich beispielsweise die optische Doppelachsigkeit in der Perlmutterlage von Nucula margaritacea und Mytilus aquitanicus „so bestimmt beobachten, wie bei recenten Arten". Analoge Beobachtungen hatte schon lange vorher Valentin (l. c. S. 212) gemacht. Manche Präparate der fossilen Pinna nobilis aus der Tertiärformation in Piemont „erschienen einachsig und andere entschieden zweiachsig mit wechselnder Größe des Achsenwinkels".

IV. Der feinere Bau der Gastropodenschalen.

Wenn schon die in den vorhergehenden Abschnitten geschilderte Struktur der Lamellibranchierschalen sich als überaus kompliziert erweist — und es wurden nur die allereinfachsten Typen besprochen — so gilt dies doch noch in ungleich höherem Maße von den Gehäusen der Gastropoden, die wie in der äußeren Form, so auch bezüglich des feineren Baues anscheinend fundamental von jenen verschieden sind. In der That wurde vielfach angenommen, daß zwischen dem Schalenbau der Lamellibranchier und der Gastropoden durchgreifende Unterschiede bestehen, indessen finden sich, wie man jetzt weiß, Uebergänge der mannigfachsten Art, und giebt es Muscheln, deren Schalen wenigstens in gewissen Teilen ausgesprochene Gastropodenstruktur erkennen lassen (so z. B. Cardium edule, Mya arenaria). Immerhin darf man aber wohl von einer typischen Schalenstruktur der Gastropoden sprechen, da sie in diesem Falle die Regel, dort aber bei den Muscheln die Ausnahme bildet.

Das Charakteristische des Baues läßt sich wieder am besten an einem Beispiele klar machen, wo die Verhältnisse noch relativ einfach liegen und der Untersuchung so gut wie gar keine Schwierigkeiten entgegenstehen. Beides ist bei unseren gewöhnlichen größeren Land- und Süßwasserschnecken der Fall, und es soll daher auch

dem Folgenden die Schilderung des Schalenbaues von Helix pomatia und Lymnaeus stagnalis zu Grunde gelegt werden.

Bei Durchsicht der Litteratur habe ich merkwürdigerweise fast gar keine Angaben über den so äußerst charakteristischen feineren Bau der Schalen unserer Land- und Süßwassermollusken finden können, so daß ich mich fast ganz auf eigene Untersuchung angewiesen sah. Das Wenige, was bisher von SEMPER und insbesondere von LEYDIG über die Struktur der Pulmonatenschalen ermittelt worden ist, soll im folgenden zunächst vorausgeschickt werden.

A. Die Schalenstruktur von Helix und Lymnaeus.

Nach SEMPER (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, S. 346) besteht die Schale aller Pulmonaten aus einer organischen Grundmasse (Conchyolin ?) und darin eingelagertem $CaCO_3$. Dieser soll in allen Fällen eine entschieden krystallinische Struktur zeigen, die allerdings oft verdeckt ist. Doch läßt sie sich immer dadurch nachweisen, daß man die Schale einige Zeit in verdünnter Essigsäure liegen läßt und dann zerbricht, wobei die Bruchflächen immer den rhomboëdrischen Flächendurchgang des $CaCO_3$ zeigen. Besonders deutlich tritt das krystallinische Gefüge an der inneren Schale von Limax und Arion hervor, bei welchen schon GEGENBAUR dieses Verhalten erwähnt. Bei Limax zeigt die untere Fläche der kompakten Schale schon dem bloßen Auge bemerkbare Erhebungen, welche sich unter der Lupe als hervorragende Krystallspitzen manifestieren. Bei Arion besteht die Schale aus vielen kleinen, lose bei einander liegenden Kalkkörnchen, die unter dem Mikroskop sich sämtlich als Krystalle erweisen sollen. In der Regel sind es 6-seitige, an beiden Seiten zugespitzte Prismen, doch findet man außerdem noch alle möglichen Krystallformen des Kalkes, die mitunter sehr rein und scharf ausgeprägt sind.

Nach LEYDIG (Arch. f. Naturgesch., Jg. 42, Bd. I, 1876, S. 249) sind die Kalkkonkremente bei Arion „oval, spitzweckig, gern zu mehreren zusammengewachsen, und stellen wohl auch eckige Platten dar; ihre Oberfläche zeigt wegen der Zusammensetzung des Steines aus kleinsten Teilchen, ein mattes Wesen". Der Gattung Limax kommt ein Kalkschälchen zu, das nach LEYDIG's Untersuchungen bei den einzelnen Arten Unterschiede in der Form und auch im Bau darbietet. Bei Limax agrestis hat es die Gestalt eines

Digitized by Google

flachen Schildchens, dessen Randsaum unverkalkt bleibt (l. c. Fig. 1). Weiter nach der Mitte hin finden sich Kalkablagerungen und zwar in doppelter Weise: „Einmal in Form von kugeligschaligen Massen (Fig. 3b, 1c), welche besonders gegen den Umfang der Schale sich ausbilden . . . zweitens beginnt in der Nähe des Wirbels eine Kalkplatte (Fig. 1b, Fig. 9), welche mit strahliger Zerlegung, etwa wie ein Gefäßbaum gegen die Peripherie vorschreitet und aus krystallinischen Plättchen besteht, die sich zu größeren Tafeln zusammenlegen und wie ein Mauerwerk aneinander schließen, mit feinsten Lücken dazwischen. Schon die ersten oder feinsten Kalkablagerungen scheinen von krystallinischer Art zu sein (Rhomboëder) und nur zu größeren Formen heranzuwachsen“ (Leydig). Einen höchst bemerkenswerten Bau besitzt das Kalkschälchen von Limax marginatus Müll. (Limax arborum Bouch.). „Es ist ein dicker Stein oder Porzellanklümpchen von kurzkegeliger Form (Fig. 5 und 6), nach oben gewölbt, nach unten nur an der Basis unregelmäßig vertieft mit konzentrischer und radiärer Streifung. Diese dicke Beschaffenheit des Schälchens ist entstanden durch massiges An- und Uebereinanderlagern der rhomboëdrischen Kalkplättchen. Dieselben nehmen sich bei geringer Vergrößerung und durchfallendem Lichte (Fig. 7) wie mit äußerst feinen Strichelchen durchzogen aus; stark vergrößert, erscheint das einzelne Plättchen aus dicht zusammenliegenden kleinsten krystallinischen Teilchen gebildet.“ Stets liegt die Schale der nackten Lungenschnecken in einer Höhle des Mantels, die nach Semper beim Embryo schon in einem sehr frühen Stadium auftritt und dann noch von Epithel ausgekleidet erscheint, während sie beim ausgekrochenen Tier von einer dichten Muskellage begrenzt wird, welche kein Epithel trägt (? B.). Leydig (l. c.) beschreibt die Schalenhöhle bei Limax cinereo-niger als einen weiten Raum, den das Schälchen nicht entfernt ausfüllt. „Dort, wo es dem Boden aufsitzt, zieht ein leichter, nach hinten mehr entwickelter Falz herum, zur Aufnahme des Randes des Schälchens; am festesten haftet es noch am Wirbel. Histologisch besteht nach Leydig das Dach der Höhle (Schild) aus dem äußeren Epithel und der Lederhaut samt den drüsigen und muskulösen Elementen. Eine Epithelauskleidung der Innenwand der Schalenhöhle konnte auch Leydig nicht finden. In Bezug auf die Entstehung nimmt Leydig an, daß zunächst die Kalkschale und später erst die organische Grundlage gebildet werde, was mit Rücksicht auf alle anderen Erfahrungen über Schalenbildung wohl

als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. An Embryonen von Limax variegatus (Müll.), deren Schalenbildung eben begonnen hatte, „war dies mit dem Auftreten der Kalkmasse geschehen, welche in der Form von etwa 1 Dutzend größerer und kleinerer Kalkstücke innerhalb eines hellen Raumes des Mantels lag. In einem weiteren Stadium hatte die Zahl der Kalkstücke so zugenommen, daß sie als eine weißglitzernde Masse aus dem weichen, graugallertigen Körper hervorschimmerte. Bei noch älteren Embryonen erschienen die Kalkstücke bereits zu einem Schälchen zusammengeflossen, aber auch jetzt war noch nichts von der häutigen Grundlage sichtbar" (? B.).

Auch über den Bau der äußeren Schalen der einheimischen Land- und Süßwasser-Gastropoden verdanken wir Leydig einige Angaben, so ziemlich das einzige, was darüber überhaupt bekannt ist. Von besonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder die Angabe, daß der Kalk in den Schalen der Schnecken teilweise rein krystallinisch abgelagert sich findet. An den durchscheinenden, frisch untersuchten Schalen unserer Lymnäen oder auch von Bullaea vermag man nach Leydig die „krystallinischen Zeichnungen", wenn auch etwas verwaschen, direkt zu sehen. Auch die sehr durchsichtige Schale von Hyalina cellaria läßt im frischen Zustande leicht „eine feinstreifige Schräglage der krystallinischen Schicht unterscheiden und darunter eine grob krystallinische, in der Quere des Gewindes verlaufende innerste Schicht. Im allgemeinen erweisen sich die Schalen der einheimischen Gastropoden nach Leydig aus 3 Schichten zusammengesetzt:

1) einer homogenen Cuticula,
2) der Kalkschicht (krystallinisch),
3) einer homogenen blättrigen Substanz.

Von diesen Schichten sollen auch 1) und 3) kalkhaltig sein. Bringt man die Schale von Bulimus radiatus für einige Tage in starke Essigsäure, so bleibt schließlich nur die horngelbe Cuticula zurück und ebenso die farblose, homogen lamellöse Substanz. Die Kalklage aber ist geschwunden.

Nach kürzerer Einwirkung der Säure (über Nacht) erscheint die Schale matt, kreideweiß und brüchig. Die Cuticula läßt sich leicht abheben. Die übrige Schalensubstanz zeigt mikroskopisch „Züge von spießigen Kalkteilen, die, unter sich von Stelle zu Stelle zusammenfließend, Zwischenräume übrig lassen. Das so entstehende Netz, im Längsdurchmesser mit spiraligem Zuge, ist

dunkel und zeigt feinste Kalknadeln. Die Zwischensubstanz ist hell und besteht aus größeren, senkrecht gestellten Kalkkrystallen" (LEYDIG). Bei Helix thymorum, wo sich 2 krystallinische Kalklager kreuzen, gesellt sich hierzu nach außen noch eine Kalksubstanz, welche aus feinen Körnchen besteht und der Schale das intensive Weiß verleiht.

LONGE und MER unterscheiden wie LEYDIG an der Schale von Helix 3 Schichten: eine rein organische Cuticula und 2 kalkführende Lagen, von denen die äußere wieder aus 2 Schichten besteht, einer oberen, der Cuticula an Dicke etwa entsprechenden, unregelmäßig gestreiften und einer unteren dickeren, die sich angeblich aus vertikalen Prismen zusammensetzt. Beide Schichten zusammen entsprechen LEYDIG's „Kalkschicht" und sind Träger der eigentümlichen Schalenfärbung. Die darauffolgende innerste Lage (entsprechend LEYDIG's „homogener, blättriger Substanz") soll wieder aus mehreren Schichten mit der Achsenrichtung unter fast rechtem Winkel wechselnder, horizontaler Prismen bestehen.

Da weder LEYDIG noch LONGE und MER Abbildungen gegeben haben, so ist es recht schwer, um nicht zu sagen unmöglich, sich ein klares Bild von dem, was beschrieben wird, zu machen, und man könnte namentlich auf Grund der Schilderung der letztgenannten französischen Autoren leicht zu der Vermutung gelangen, daß das Gefüge der Schalensubstanz bei Helix der Prismenstruktur vieler Muscheln entspräche. Es scheint, daß sich auf Grund der grundlegenden Arbeit G. ROSE's (5) die Ansicht eingebürgert hat, daß auch der Gastropodenschale eine „prismatische" Struktur zukommt, und auf den ersten Blick scheint in der That diese Meinung vollberechtigt, wenn man bloß den sehr komplizierten Fall berücksichtigt, welchen ROSE seiner Erörterung des Baues der Gastropodenschale zu Grunde gelegt hat. Die Sache gestaltet sich aber ganz wesentlich anders, wenn man die unvergleichlich einfacheren, im Prinzip aber gleich gebauten dünnschaligen Schnecken untersucht, bei welchen, wie gleich vorgreifend bemerkt sei, von Prismen oder auch nur prismenähnlichen Gebilden gar keine Rede sein kann. Man gelangt am bequemsten und am raschesten zu einer befriedigenden Einsicht in die wesentlichsten elementaren Strukturverhältnisse des Kalkgehäuses der Gastropoden, wenn man ein Stückchen der Schale irgend einer ganz jungen Helix-Art oder von Lymnaeus ohne alle weitere Vorbereitung nach Einschluß in Glycerin oder Balsam von der Fläche her bei nicht zu schwacher

Digitized by Google

Vergrößerung betrachtet. Am geeignetsten sind Stellen nicht weit vom Schalenrande, deren Durchsichtigkeit im jugendlichen Alter so groß ist, daß selbst die Anwendung der stärksten Systeme zulässig erscheint. Ganz außerordentlich fördernd erweist sich wieder die Untersuchung im polarisierten Licht, ja man darf sagen, daß es ohne dieses Hilfsmittel hier noch viel weniger möglich sein würde, die feineren Strukturverhältnisse der Schale aufzuklären, als es bei den Muscheln der Fall ist. Ich verdanke es ganz ausschließlich dieser Methode, wenn es mir, wie ich glaube, gelungen ist, hier einen Schritt weiter zu kommen und wenigstens im Prinzip den Bau der Gastropodenschalen festzustellen. Für die erste Orientierung kann ich am meisten jüngere, im Wachstum begriffene Lymnäen oder ganz junge Exemplare von Helix empfehlen und zwar Stellen in der Nähe des wachsenden Randes, wo die Schale außer der Cuticula (Periostracum) nur aus einer einzigen von innen her aufgelagerten Kalkschicht besteht, deren Elemente, einmal fertig gebildet, sich in der Folge nicht mehr verändern. Da sich jedoch bei fortschreitendem Dickenwachstum immer neue Schichten überlagern, so lassen sich von älteren Schalen nur durch Schleifen annähernd so gute Bilder gewinnen, wie sie der junge wachsende Schalenrand ohne weitere Vorbereitung bietet.

Bei Anwendung gewöhnlichen Lichtes ist es nicht ganz leicht, sich von der eigentlichen Form und Anordnung der die primäre, äußerste Kalkschicht zusammensetzenden Elemente eine klare Vorstellung zu verschaffen.

Bei mittlerer Vergrößerung (Zeiß C) erscheint die ganze Fläche bedeckt mit kleinen, nadelförmigen, spießigen Gebilden, die, dicht nebeneinander gelagert, ganz deutlich eine bestimmte Gruppierung erkennen lassen. Die Längsachsen der Nädelchen liegen sämtlich parallel der Mittelinie der Spiralwindungen und stehen daher senkrecht zum Schalenrande. Bei genauem Zusehen kann man schon so erkennen, daß innerhalb dieser Kalkschicht hellere und etwas dunklere Zonen oder Streifen abwechseln, welche, dem Schalenrande parallel verlaufend, offenbar als „Anwachsstreifen“ zu betrachten sind. Es handelt sich hierbei nicht etwa um sozusagen rhythmische Unterbrechungen der Kalkabsonderung, sondern im wesentlichen nur um etwas verschiedene optische Eigenschaften der Nädelchen innerhalb der einzelnen konzentrischen Zonen. Das Bild gewinnt ganz außerordentlich an Klarheit, wenn man im polarisierten Lichte untersucht. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man die vorher dunkleren Zonen hell aufleuchten, wenn die Achsen

Digitized by Google

der Nadeln mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bilden. Untersucht man dann bei schwacher Vergrößerung, so ist das mikroskopische Bild ein überaus zierliches (Fig. 18), man erhält den Eindruck, als wäre die Schale dicht besetzt mit kleinen leuchtenden Stacheln, welche sich vom dunklen Gesichtsfeld auf das schärfste abheben. Dadurch, daß dieselben innerhalb gewisser, dem Schalenrande paralleler Zonen anscheinend dicht zusammengedrängt, zwischendurch aber mehr vereinzelt stehen, kommt jene unter diesen Umständen äußerst scharf ausgeprägte Reihenfolge von hellleuchtenden und dunkleren, stellenweise fast ganz schwarzen Bändern oder Streifen zu Stande, die im gewöhnlichen Lichte sicher ganz übersehen würden, wenn nicht schon vorher die Aufmerksamkeit durch die glänzende Polarisationserscheinung darauf hingelenkt wäre. Bringt man bei gekreuzten Nicols die Nadeln durch Drehung des Objekttisches in eine solche Lage, daß ihre Achse mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Prismas zusammenfällt, so erscheinen sie dunkel oder heben sich nur schwächer vom Grunde ab. Es gleicht sich dann der Unterschied zwischen den vordem hellen und dunklen Streifen fast ganz aus.

Wendet man nun stärkere Systeme an, so läßt sich schon in gewöhnlichem Lichte sofort feststellen, daß es sich nicht um einfache, glatte Kalknadeln handelt, sondern um Gebilde, deren Form ich kaum besser zu charakterisieren wüßte als durch die Bezeichnung „stalaktitenähnlich“. Am deutlichsten tritt dies hervor, wenn die Längsachse der spießigen Elemente mit dem horizontalen Durchmesser des Gesichtsfeldes zusammenfällt (d. h. von rechts nach links verläuft); am ungünstigsten ist dagegen die Lage des Präparates senkrecht zur vorigen. Der Unterschied prägt sich vor allem darin aus, daß ersteren Falles die langen, schmalen, vielfach untereinander anastomosierenden Stalaktiten bei hoher Einstellung von dunklen, bei tiefer aber von auffallend hellen, ziemlich breiten Linien begrenzt erscheinen, womit ein entgegengesetzter Helligkeitsunterschied der von diesen umschlossenen Räume natürlich Hand in Hand geht. Im polarisierten Lichte zeigt sich nun, daß es nur jene scheinbaren Zwischenräume (Konturlinien) sind, welche bei geeigneter Lage des Präparates im dunklen Gesichtsfelde hell aufleuchten, während die zwischenliegenden Gebilde bei jeder Stellung dunkel bleiben. Es ist ohne weiteres klar, daß auch jene zwischen gekreuzten Nicols hell-

glänzenden vielfach anastomosierenden und zierlich verzweigten anisotropen Linien einem Netz stalaktitenförmiger, nur viel zarterer Kalkgebilde entsprechen, welches die anscheinend nicht doppeltbrechenden größeren Stalaktiten sozusagen umschließt (Fig. 19).

Bei Lymnaeus gestalten sich die Verhältnisse insofern etwas abweichend, als hier die anisotropen Teile auf Kosten der isotropen viel mächtiger entwickelt sind als bei Helix. Stellenweise verschmelzen sie dort zu breiten, kragenförmigen Gebilden, von deren Rande erst die schmalen Stalaktiten entspringen, oder es kommt dadurch, daß ganze Reihen nebeneinander liegender Elemente völlig miteinander verwachsen, zur Bildung breiter, ganz homogener, anisotroper Platten, innerhalb deren Masse nur hier und da noch einfachbrechende spindel- oder stäbchenförmige Körper liegen.

Man überzeugt sich nun auch leicht, daß die freilich nicht sehr hervorstechende optische Verschiedenheit der oben erwähnten „Anwachsstreifen" bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte im wesentlichen nur auf der größeren oder geringeren Entwickelung des anisotropen Stalaktitennetzes beruht, indem dessen Elemente um so stärker lichtbrechend sind und daher bei gewisser Einstellung um so heller glänzend hervortreten, in je höherem Grade sie auch doppeltbrechend sind. Innerhalb derjenigen Zonen, welche im gewöhnlichen Lichte heller — man wird vielleicht richtiger sagen homogener — erscheinen, macht sich auch stets ein viel geringerer Unterschied im Brechungsvermögen der „umsäumenden" und der „umschlossenen" Stalaktiten bemerkbar.

Die Gliederung der primären stalaktitischen Kalkschicht in dem Schalenrande parallele „Anwachsstreifen" ist nun aber keineswegs die einzige, sondern bei den meisten Helix-Arten sind die Stalaktiten auch sehr deutlich in Längszügen gruppiert, so daß namentlich wieder im polarisierten Lichte neben der Querstreifung auch eine oft sehr scharf ausgeprägte Längsstreifung hervortritt (Fig. 18). Bisweilen kommt es, wie z. B. bei jungen Exemplaren von Helix hortensis (und nemoralis), zu einer sehr zierlichen Gruppenbildung der Stalaktiten, indem die zwischen gekreuzten Nicols hellen Querbänder (Anwachsstreifen) an allen den Stellen, wo sie von den Längszügen schräg durchsetzt werden, dunkel erscheinen. Zum guten Teil hängt die Längsstreifung damit zusammen, daß die organische Grundlage (Cuticula) der Schale, an deren Innenfläche die Ablagerung der primären Kalkschicht erfolgt, nicht eine vollkommen ebene Membran darstellt, sondern zierlich gerippt erscheint; schon Nathusius-Königsborn hat diese eng bei einander

stehenden, dem Verlauf der Spiralwindungen parallelen Wülste, welche an der Außenseite der Cuticula vorspringen, richtig beschrieben, und ich habe mich bei ganz jungen Exemplaren von Helix pomatia überzeugt, daß die im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes hellen Längszüge der primären Stalaktitenlage vollkommen dem Verlauf jener Rippen entsprechen.

Genau dieselbe Struktur, welche soeben in Bezug auf die an der Innenfläche des jungen, wachsenden Schalenrandes zuerst abgelagerte Kalkschicht geschildert wurde, kommt natürlich auch der äußersten Lage älterer Schalenteile zu, doch stehen hier der Untersuchung viel größere Schwierigkeiten entgegen, da sich durch Neuauflagerung von Kalk die Schale sehr bald bis zu vollkommener Undurchsichtigkeit verdickt und dann nur durch vorsichtiges Abschleifen von innen her der mikroskopischen Untersuchung zugänglich gemacht werden kann.

Die Neubildung einer zweiten Kalkschicht beginnt stets in einiger Entfernung vom Schalenrande und führt zur Entstehung einer durchaus gleich gebauten Stalaktitenlage, die sich von der primären nur in dem einen Punkte unterscheidet, daß die Achsenrichtung der einzelnen Elemente sich mit jener der erstangelegten Stalaktiten ziemlich genau rechtwinklig kreuzt. Dadurch gewinnt das Flächenbild natürlich auf den ersten Blick etwas sehr Verwirrendes, und es ist auch hier für ein richtiges Verständnis der Struktur von wesentlichem Vorteil, sich an ganz jugendliche, noch hinreichend durchsichtige Gehäuse zu wenden. Man erkennt dann ohne weiteres, daß von „vertikalen Prismen", welche Lange und Mer in der zweiten (inneren) Lage der „Kalkschicht" beschreiben, gar keine Rede sein kann, und es ist mir nicht recht verständlich, wie die genannten Autoren überhaupt zu einer solchen Ansicht gelangt sind.

Eine anscheinend ganz verschiedene Struktur kommt der innersten Schicht des Gehäuses von Helix zu (Leydig's „homogen blättriger Substanz"). Schon makroskopisch zeichnet sich die innere Schalenfläche durch ihre spiegelglatte, glänzende Beschaffenheit aus, sowie durch einen eigentümlichen bläulichen, opalartigen Schimmer, der namentlich bei jüngeren Exemplaren von H. pomatia sehr deutlich hervortritt. Bei Lupenvergrößerung erkennt man eine feine, gestichelte Zeichnung, über deren Zustandekommen erst die mikroskopische Untersuchung Aufschluß giebt. Beobachtet man in auffallendem Lichte auf dunkler Unterlage, so erscheint bei einer gewissen Lage des Präparates die ganze Fläche

Digitized by Google

in zierlichster Weise gestreift, indem parallele Züge langgestreckter, bandförmiger und beiderseits zugespitzter Gebilde, unterbrochen von entsprechend gestalteten dunklen Zwischenräumen, in zartem Blau schimmernd hervortreten. Um den nötigen Fokalabstand zu gewinnen, muß man schwächere Systeme (Zeiß A oder C) benützen. Wird das Präparat so gestellt, daß die Längsachse der leuchtenden Bänder senkrecht zu jener Lage derselben steht, bei welcher die Helligkeit am größten war, so verschwindet die vordem so scharf ausgeprägte Bänderung fast ganz, und alles sieht ziemlich gleichmäßig dunkel aus. Es bleibt noch zu erwähnen, daß die einzelnen Bänderzüge nicht ganz isoliert verlaufen, sondern vielfach netzförmig durch schräge Anastomosen miteinander verknüpft sind. Geht man von derjenigen Lage des Präparates aus, bei welcher die Bänderung am hellsten erscheint — (es ist dies immer dann der Fall, wenn die Streifen dem senkrechten Durchmesser des Gesichtsfeldes parallel verlaufen) — und dreht nun um 180°, so überzeugt man sich leicht, daß dann trotz scheinbarer Gleichheit des Bildes dennoch insofern ein vollkommener Gegensatz besteht, als in beiden Lagen verschiedene Teile des Präparates hell erscheinen. Die Bänder, welche im einen Falle leuchtend hell hervortreten, erscheinen im anderen als dunkle Zwischenräume und umgekehrt.

Fertigt man nun ein Präparat an, welches nach Wegätzen oder Abschleifen der äußeren, bei H. pomatia stets mehr oder weniger braun gefärbten Schalenschicht die innerste farblose, opalisierende Bänderlage isoliert, im durchfallenden Lichte zu untersuchen gestattet, so tritt die geflechtartige Struktur derselben noch deutlicher hervor als bei Beleuchtung von oben. Ist das Präparat richtig orientiert — (die Längsachsen der Bänder liegen dann in der Reflexionsebene des Spiegels) — so erscheinen die einzelnen, nebeneinander laufenden Bänderzüge keineswegs gleichmäßig hell, sondern regelmäßig abwechselnd dunkler und heller, ein Verhalten, welches, ins Extreme gesteigert, bei Untersuchung im polarisierten Lichte hervortritt. Zwischen gekreuzten Nicols entsteht bei Schräglage des Präparates, wobei die Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt stehen, ein außerordentlich zierliches Bild, indem je zwei hellleuchtende Züge durch einen vollkommen dunklen Zwischenraum getrennt erscheinen (Fig. 20). Bei Drehung des Objekttisches verdunkeln sich die hellen Bänder, ohne aber

in allen Fällen vollkommen unsichtbar zu werden. In der Regel behalten sie auch in günstigster Lage, d. h. bei einer vom horizontalen oder vertikalen Durchmesser des Gesichtsfeldes nicht sehr abweichenden Stellung einen schwachen Lichtschimmer bei. Die einen verhalten sich dauernd wie eine isotrope, die anderen wie eine anisotrope Substanz. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß beiderlei Gebilde im wesentlichen aus kohlensaurem Kalk bestehen, so kann der erwähnte optische Unterschied natürlich nur in einer besonderen Struktur bezw. in einer besonderen Lage und Anordnung der kleinsten Teilchen gesucht werden. Durch Wegätzen der äußeren Stalaktitenschichten mittelst Säure kann man unter Umständen ganz außerordentlich dünne Lamellen der innersten Schalenschicht gewinnen. Wendet man dann ganz starke Vergrößerungen an (Zeiß F oder Immersionslinsen), so läßt sich bei günstiger Beleuchtung hier und da ganz unzweifelhaft eine feine, der Achse der Bänder parallele Längsstreifung erkennen, die, wie mir scheinen wollte, an jenen Elementen deutlicher ausgeprägt ist, welche zwischen gekreuzten Nicols hell erscheinen. Es macht ganz den Eindruck, als ob jedes „Band" wieder aus feinsten Kalkfäserchen zusammengesetzt wäre; und wenn dies auch vielleicht im vorliegenden Falle noch bezweifelt werden könnte, so werden wir später doch ganz analoge Strukturen zu besprechen haben, wo jeder Zweifel an dem Vorhandensein eines faserigen Baues ausgeschlossen erscheint. Da sich nun jedes einzelne Kalkfäserchen, dessen krystallinische Natur wohl als sicher gelten darf, optisch wie ein Kalkspatprisma verhalten wird, so würde sich das oben geschilderte Verhalten eines Flächenschliffes durch die Bänderschicht im polarisierten Lichte in einfachster Weise erklären, wenn man annehmen dürfte, daß die Achsen der Kalkfäserchen in je zwei benachbarten Elementen senkrecht aufeinander stehen, so daß die Richtung der Faserung in den stets dunkel bleibenden Bändern der Achse des Mikroskopes parallel verliefe und im Flächenschliffe an den betreffenden Stellen nur Faserquerschnitte vorlägen. Es muß aber ausdrücklich betont werden, daß sich auch bei Anwendung von Immersionssystemen keinerlei Andeutungen für das Vorhandensein einer solchen Struktur gewinnen lassen.

Es hängt die eben angeregte Frage aufs innigste mit der weiteren zusammen, welche Gestalt den im Flächen-

Digitized by Google

schliff als Bänder erscheinenden Kalkgebilden in Wirklichkeit überhaupt zukommt.

Um diese Frage zu entscheiden, würde es, wie man leicht sieht, notwendig sein, dünne, senkrecht zur Schalenfläche gerichtete Querschliffe zu untersuchen. Meine Bemühungen, solche in hinreichender Feinheit herzustellen, haben leider bis jetzt zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Trotz Einbettung der Schalenstückchen splittern dieselben fast immer beim Schleifen, ehe die notwendige Dünne erreicht ist. Glücklicherweise läßt sich aber die Frage an anderen dickeren Gastropodenschalen mit ganz analoger Struktur ohne alle Schwierigkeit entscheiden.

Aber auch bei Helix ist an jedem Querbruch der Schale schon mit der Lupe zu erkennen, daß die innere, farblose Bänderschicht selbst an ziemlich jungen Gehäusen schon eine beträchtliche Dicke besitzt und in der Regel mächtiger entwickelt erscheint als die braun gefärbte äußere Stalaktitenschicht. Zerbricht man Schalenstücke, so findet man hier und da Stellen am Rande, wo die gefärbte Außenschicht abgesprengt ist, so daß die weiße innere Lage bloßliegt; von der Fläche gesehen, erscheint dann die Bänderung beiderseits ganz deutlich ausgeprägt, und man kann sich in der Regel auch leicht überzeugen, daß beim Senken des Tubus die Grenzlinien der einzelnen Bänder unverändert ihre Lage behalten. Es handelt sich also sicher nicht um ganz dünne, flache „Bänder", sondern vielmehr um parallel nebeneinander liegende schmale „Platten", deren Dicke der Breite der an der Schaleninnenseite hervortretenden Bänder entspricht, deren Flächen zur Schalenfläche senkrecht stehen und deren Höhe im allgemeinen der Dicke der farblosen Innenschicht gleichkommt.

Dies letztere gilt freilich nur für jüngere Schalenteile, da sich später noch eine zweite farblose Lamelle von innen her auflagert, wodurch natürlich die Festigkeit der Schale entsprechend erhöht wird. Die Struktur derselben ist eine ganz analoge wie die der erstangelegten Bänderschicht, nur kreuzen sich, von der Fläche gesehen, die Bänderzüge in beiden Schichten wieder wie bei den aufeinander folgenden Stalaktitenschichten nahezu unter einem rechten Winkel.

Wirft man einen vergleichenden Blick auf die Figg. 19 und 20, so wird es nicht schwer fallen zu erkennen, daß in allen wesent-

lichen Punkten eine völlige Uebereinstimmung im Bau der äußeren „stalaktitischen“ oder, wie man vielleicht noch bezeichnender sagen würde „faserigen“ Kalkschichten und der inneren „Bänder“- oder richtiger Blätterschicht der Helix-Schale besteht, und daß es sich eigentlich nur um allerdings sehr erhebliche Größenunterschiede der einzelnen Elemente handelt.

B. Die Schalenstruktur einiger mariner Gastropodenformen.

Die Dünne der Schalen unserer Land- und Süßwasserschnecken macht es unmöglich, tiefer in die, wie man sieht, äußerst komplizierte Struktur einzudringen, und man sieht sich daher notwendig darauf angewiesen, dickschaligere Formen zum Vergleich heranzuziehen. Ich wurde dazu hauptsächlich veranlaßt durch eine Figur bei NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (Taf. IV, Fig. 22 B), welche einen Flächenschliff durch die inneren Schalenschichten von Strombus darstellt, dessen Struktur auf den ersten Blick dem Flächenbilde der inneren Bänderschicht von Helix zum Verwechseln gleicht. Ich habe daraufhin eine ganze Anzahl von Gastropodenschalen (Arten der Gattungen Murex, Conus, Oliva) in Flächenschliffen untersucht, welche teils äußeren, teils inneren, teils auch mittleren Schichten der Schale entsprechen, und stets dieselbe Bänderstruktur gefunden, so daß sie als geradezu typisch für diese Schalen gelten darf. Verschiedenheiten machen sich nur in Bezug auf die Breite der Bänder, sowie deren Richtung in verschiedenen Schichten geltend.

Hier war nun ausreichend Gelegenheit gegeben, sich über Lage und Form der auf der Fläche als zugespitzte und verzweigte Bänder hervortretenden Kalkgebilde ohne Schwierigkeit auf Schliffen zu orientieren, welche senkrecht zur Schalenfläche in verschiedener Richtung zur Achse der Bänder geführt wurden.

Verhältnismäßig einfach gestaltet sich der Bau der Schale bei Murex. Betrachtet man ein Schalenstückchen von innen her bei auffallendem Lichte, so erkennt man sofort, daß hier die abwechselnd dunklen und hellen Bänder in der Richtung der Spiralwindungen, parallel der Mittellinie derselben, verlaufen; dasselbe gilt andererseits auch für die äußere Schalenfläche, so daß also die Bänderung innen und außen die gleiche Richtung hat. Auch

Digitized by Google

bei Helix fällt die Achsenrichtung der Stalaktiten in der erstangelegten, äußersten Schalenschicht, sowie jene der langgestreckten Bänder der innersten Lage älterer Schalenteile mit der Richtung der Spiralwindungen des Gehäuses zusammen und steht demnach zum Schalenrande senkrecht. Schleift man nun ein Stückchen der Schale von Murex von außen oder innen her an, so ändert sich zunächst nichts an dem charakteristischen Bilde, und man kann ziemlich weit gehen, ehe eine Aenderung eintritt. Untersucht man hierauf einen Querschliff, welcher so gelegt wurde, daß seine Ebene die Längsachse der Bänder senkrecht schneidet, so erhält man das zierliche Bild, wie es Fig. 20 von Mitra darstellt. Es ist zunächst gar nicht erforderlich, einen durchsichtigen dünnen Querschliff anzufertigen, sondern es genügt zur ersten Orientierung vollkommen die Beobachtung einer glatt gefeilten und geschliffenen Fläche im auffallenden Lichte. Sucht man dann die geeignetste Lage der Schlifffläche auf, so erscheint dieselbe beiderseits (innen und außen) gesäumt von einem ziemlich breiten, der Quere nach abwechselnd dunkel und hell gebänderten Rande, wobei die Höhe der einzelnen nebeneinander geschichteten optisch differenten Lagen durchaus der Breite der dunklen und hellen Bänder des Flächenbildes entspricht. Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß jedes an der Außen- resp. Innenfläche der Schale sichtbare Band in Wirklichkeit nur die Schmalseite einer dünnen, auf der Kante stehenden Platte darstellt, die in außerordentlich großer Zahl, wie die Blätter eines Buches nebeneinander liegend, außen und innen eine zusammenhängende Lage bilden.

Jeder durch diese beiden Schichten parallel zur Schalenfläche gelegte Schliff zeigt nun ohne weiteres, daß die den Längsschnitten der auf der Kante stehenden Plättchen entsprechenden Bänder nicht auf längere Strecken parallel begrenzt erscheinen, sondern vielfach spitz auskeilen und durch schräge Anastomosen miteinander geflechtartig verbunden sind; es sind demnach, wenn man sich das Flächenbild sozusagen ins Körperliche übersetzt, die einzelnen Platten gewissermaßen ineinander gesteckt und verkeilt, wodurch natürlich die Festigkeit des ganzen Gefüges außerordentlich gesteigert wird.

Ein ganz verschiedenes Aussehen zeigt die von den beiden eben besprochenen Schichten (der „äußeren und inneren

Digitized by Google

Blätterschicht") begrenzte mittlere Kalkschicht auf einem in der oben angegebenen Richtung (senkrecht zur langen Achse der Plättchen) angelegten Querschliff der Schale. Man sieht hier im auffallenden Lichte keine Spur einer Bänderzeichnung, doch treten Andeutungen eines blättrigen Baues an vielen Stellen hervor, nur kehren die Plättchen offenbar dem Beschauer ihre Breitseite zu, wodurch die Schlifffläche hier und da ein eigentümlich schuppiges Aussehen gewinnt. Dies Bild würde sich offenbar in einfachster Weise erklären, wenn wir auch dieser relativ dicken Mittelschicht der Schale eine gleiche Struktur zuschreiben dürften wie der sie außen und innen begrenzenden Blätterschicht; nur müßte dann offenbar die Lage der mit den Breitseiten sich berührenden, wieder auf der Kante und zwar senkrecht zur Schalenfläche stehenden Plättchen eine derartige sein, daß die Richtung ihrer langen Achse sich mit jener der Elemente der äußeren und inneren Blätterschicht rechtwinklig kreuzt. Daß sich dies nun wirklich so verhält, zeigt auf den ersten Blick eine Schlifffläche, welche, senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet, einen Querschnitt oder eigentlich richtiger Längsschnitt derselben bloßlegt, dessen Ebene der Längsrichtung (Mittellinie) der Spiralwindungen parallel verläuft (Fig. 22). Man sieht dann sozusagen das Gegenstück zu dem vorhin geschilderten Querschnittsbilde, indem nun die Mittelschicht in der Richtung der Verbindungslinie beider Schalenflächen schön gebändert erscheint, während die äußere und innere Blätterschicht hier genau dasselbe Aussehen zeigt wie jene auf dem Querschnitt.

Damit steht natürlich auch das Bild eines Flächenschliffes in Uebereinstimmung, wenn durch einen solchen die mittlere Schicht der Schale bloßgelegt wurde. Die abwechselnd helle und dunklere Bänderung verläuft hier nicht, wie auf Flächenschliffen durch die äußere oder innere Blätterlage, parallel zur Mittellinie der Spiralwindungen, also in der Richtung derselben, sondern stets senkrecht dazu, also parallel zum Schalenrande bezw. den Anwachsstreifen. Im übrigen unterscheidet sich die Struktur der „mittleren Blätterschicht" in keiner Weise von jener der beiden Grenzschichten, so daß die Schale von Murex als aus drei ihrem Bau nach gleichwertigen Kalklagen zusammengesetzt erscheint, von denen jede einzelne offenbar vollkommen den beiden inneren Blätterlagen von Helix entspricht.

Sind schon die eben erörterten Strukturverhältnisse geeignet,

Digitized by Google

unser Erstaunen hervorzurufen, namentlich auch in Hinblick auf die unverkennbare Zweckmäßigkeit des ganzen komplizierten Baues mit Rücksicht auf die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Gehäuse, so wächst die Bewunderung vor der Feinheit der hier offenbar vorliegenden Anpassungen an mechanische Verhältnisse noch sehr erheblich, wenn man die allerfeinste Struktur der einzelnen neben- und übereinander geschichteten Kalklamellen berücksichtigt.

Zu diesem Zwecke ist es durchaus erforderlich, ganz dünne Schalenschliffe im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung zu untersuchen. Außer mehreren, von mir selbst angefertigten Präparaten standen mir dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Geh.-Rat v. KÖLLIKER und Geh.-Rat BRANDT in Kiel mehrere ganz ausgezeichnet schöne Schliffe von Gastropodenschalen zur Verfügung, für deren Ueberlassung ich den genannten Herren auch hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Ich will der folgenden Schilderung einen wundervollen Längsschliff durch die Spindelachse der Schale von Mitra cucumerina zu Grunde legen, der, von MÖLLER in Wedel angefertigt, sich in der Kieler Sammlung befindet. Die Schalenwand erscheint hier im Querschnitt senkrecht zur Mittellinie der Spiralwindungen getroffen und zeigt, wie man sofort sieht (Fig. 23), einen Bau, welcher mit dem oben geschilderten der Schale von Murex vollkommen übereinstimmt. Außen und innen bilden die querdurchschnittenen, die Schale begrenzenden Blätterschichten einen zierlich quergebänderten Rand, während die Mittelschicht unter diesen Umständen (im durchfallenden Lichte) eine sehr eigentümliche Struktur erkennen läßt. Schon bei schwacher Vergrößerung (Zeiß A oder C) erscheint die ganze Fläche von sich kreuzenden Streifensystemen durchzogen, die gegen die äußere und innere Begrenzungslinie des Schliffes unter einem Winkel von etwa 45° geneigt sind, und sich selbst ziemlich genau unter einem rechten Winkel schneiden. Die Streifung ist eine sehr feine, doch sind die ihr zu Grunde liegenden Fasern oder Fibrillen unverkennbar zu größeren Büscheln oder Bündeln gruppiert, wodurch hier und da der Eindruck einer prismatischen Struktur hervorgerufen wird (Fig. 21).

Ehe wir die eigentliche Ursache des eigentümlichen Bildes erörtern, wird es zweckmäßig sein, das Zustandekommen der Bänderzeichnung im Quer- und Flächenschnitte der äußeren und

Digitized by Google

inneren Blätterschichten etwas näher ins Auge zu fassen. Es wurde schon oben erwähnt, daß an ganz dünnen Stellen eines der Schalenebene parallel geführten Schliffes durch die innere Kalklage bei Helix eine feinfaserige Struktur der Bänder bei günstiger Beleuchtung sichtbar wird; indessen ließ sich über eine etwaige Verschiedenheit der Faserrichtung in benachbarten Bändern, wie sie auf Grund der Erscheinungen im polarisierten Lichte vorauszusetzen wäre, nichts Sicheres ausmachen. Dies gelingt nun sofort an jedem guten Dünnschliff einer dickeren Gastropodenschale. In Fig. 24 sind einige benachbarte, querdurchschnittene Kalklamellen der äußeren Blätterschicht von Mitra aus dem vorerwähnten Präparat bei starker Vergrößerung im gewöhnlichen durchfallenden Lichte dargestellt, und man sieht, wie bei günstigstem Lichteinfall die hell erscheinenden Bänder eine zarte, aber überaus deutliche Längsstreifung erkennen lassen als Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus feinsten, der Bänderachse parallel verlaufenden Kalkfasern. Die zwischenliegenden, dunkler aussehenden Bänder zeigen dagegen nicht minder deutlich eine feine Punktierung, die ohne jeden Zweifel darauf zurückzuführen ist, daß hier gleichartige Kalkfasern, wie sie in den hellen Bändern der Länge nach getroffen wurden, im Querschnitt vorliegen. Es erscheinen, mit anderen Worten, die am Querschnitt der äußeren und inneren Blätterschicht hervortretenden hellen Bänder in der Ebene des Objekttisches gefasert, die dunkleren dagegen in einer dazu senkrechten, also der Achse des Mikroskopes parallelen Richtung. Da nun die Bänderzeichnung, wie gezeigt wurde, durch dünne Platten hervorgebracht wird, welche wie die Blätter eines aufgestellten Buches nebeneinander liegen, so müssen diese notwendig aus feinen Kalkfäserchen bestehen, deren Achsenrichtungen in je zwei sich unmittelbar berührenden Plättchen annähernd senkrecht zu einander stehen. Selbstverständlich werden jene Platten, deren Querschnitt längsfaserig erscheint, in einem der Schalenebene parallelen Schliffe punktiert aussehen und umgekehrt.

Auch damit ist nun aber die Kompliziertheit dieser Strukturen noch nicht erschöpft, und habe ich noch eines auf den ersten Blick sehr auffallenden Verhaltens der im Querschnitt der Schale punktiert erscheinenden dunkleren Bänder zu gedenken.

Wird der Schliff in eine solche Stellung gebracht, daß die Richtung der Querbänder dem vertikalen Durchmesser des Gesichtsfeldes entspricht, so erkennt man innerhalb der punktierten Bänder eine sehr deutliche Querstreifung (Fig. 25), welche offenbar als Ausdruck einer Gruppierung der Kalkfasern in flache Büschel oder Bündel anzusehen ist, die innerhalb jeder der Schalenebene parallel gefaserten Platte in der Richtung der langen Schmalseite übereinander geschichtet liegen. Eine gleiche Querstreifung würde an den im Querschnitt längsfaserigen Platten in einem parallel zur Schalenoberfläche geführten Schnitt zu erwarten sein.

Das geschilderte zierliche Bild, welches leicht zu der irrtümlichen Annahme quergeschichteter Prismen führen könnte, obschon natürlich im Grunde nicht die entfernteste Aehnlichkeit mit solchen vorliegt, gewinnt noch wesentlich an Deutlichkeit und Schönheit bei Untersuchung im polarisierten Lichte. Würden die Kalkfasern der einzelnen Platten innerhalb der beiden begrenzenden Blätterschichten untereinander parallel liegen und in je zwei benachbarten Platten genau rechtwinklig zu einander stehen, so würden, wenn man jedes einzelne Kalkfäserchen als ein doppelbrechendes Prisma betrachten darf, zwischen gekreuzten Nicols die längsfaserigen Plattenquerschnitte in 4 verschiedenen Lagen hell und in 4 anderen maximal dunkel erscheinen müssen, während die zwischenliegenden punktierten Plattenquerschnitte bei jeder Stellung des Schliffes dunkel bleiben würden. Dies ist an dem mir vorliegenden tadellos schönen Präparat von Mitra **nicht** der Fall, wohl aber findet sich, wie schon erwähnt, ein solches Verhalten bei Flächenschliffen durch die innere Schalenschicht (Blätterschicht) von Helix.

Wenn die Stelle des Präparates der Mitra-Schale, welche in Fig. 21 dargestellt ist, zwischen gekreuzten Nicols so orientiert wird, daß die Richtung der Bänderung in der äußeren und inneren Schicht mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Prismas zusammenfällt, so erscheinen sowohl die gefaserten wie die punktierten Bänder dunkel, die letzteren jedoch in merklich höherem Grade als die ersteren. In diesen sieht man allenthalben noch einzelne Fäserchen hellleuchtend aufblitzen, so daß die fibrilläre Struktur nur um so deutlicher hervortritt. Steht die Längsachse der Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt, so herrscht das Maximum der Helligkeit, und zwar erscheinen die

Digitized by Google

punktierten und die gestreiften Bänder annähernd gleich hell. Da dies auch an den allerdünnsten Stellen des Präparates der Fall ist, so können die Kalkfäserchen innerhalb der Platten, deren Querschnitte punktiert erscheinen, nicht wirklich genau senkrecht zur Ebene des Objekttisches orientiert sein, sondern müssen einen gewissen Neigungswinkel besitzen. Der mir vorliegende Schliff ist stellenweise so dünn, daß im polarisierten Lichte die prachtvollsten Interferenzfarben hervortreten, wodurch namentlich die Struktur der Mittelschicht, in welcher die Kalkplättchen von der Fläche gesehen werden, außerordentlich an Deutlichkeit gewinnt. Man sieht unter diesen Umständen sowohl die Ränder der angeschliffenen Plättchen wie deren fibrillären Bau in fast schematischer Klarheit. In einem Präparate, das ich selbst anfertigte (von Murex), ragten an einer Bruchstelle der äußeren Blätterschicht einzelne der äußerst feinen Kalkfäserchen ganz frei hervor. Man konnte sich hier überzeugen, daß in der That jedes sich optisch wie ein schmales, doppelbrechendes Prisma verhielt und daher wenigstens im physikalischen Sinne als ein Krystallindividuum zu bezeichnen ist.

Da sich eine feinfaserige Struktur der Kalklamellen, welche, zu bestimmten Systemen gruppiert, die Gastropodenschalen in den genannten Fällen zusammensetzen, als eine allgemein verbreitete Eigentümlichkeit herausgestellt hat, so findet nun auch das oben erwähnte charakteristische Bild der Mittelschicht im Querschnitt der Schale von Mitra (ebenso bei Murex, Oliva etc.), wo die Platten von der Breitseite gesehen werden, seine einfache Erklärung. Die doppelte Schrägstreifung, welche hier durch senkrecht sich durchschneidende Liniensysteme hervorgebracht wird, beruht offenbar auf einer entsprechend schrägen, etwa unter einem Winkel von 45° gegen die Längsachse jeder Platte geneigten Faserung, deren Richtung aber in je zwei unmittelbar benachbarten Plättchen gegeneinander verwendet ist. Da nun ein solcher Schliff niemals nur eine Plattenlage trifft und da andererseits jedes einzelne Plättchen so dünn und durchsichtig ist, daß die Struktur des nächst dahinter gelegenen durchschimmert, so entsteht das Bild einer scheinbar in einer Ebene liegenden doppelten Schrägstreifung. Auch hier läßt sich an den meisten Stellen ganz deutlich eine Gruppierung der untereinander parallelen Fasern jeder Platte zu entsprechend schräg gelagerten Bündeln oder Büscheln

konstatieren, wodurch wieder der Anschein einer Art von prismatischer Gliederung hervorgerufen wird.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen darf es wohl als erwiesen gelten, daß in einer sehr großen Anzahl von Fällen — ob allgemein verbreitet, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben — den Gehäusen der Gastropoden, und zwar sowohl bei Land- wie Süßwasser- und marinen Formen, eine blättrige oder lamelläre Struktur zukommt derart, daß die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren übereinander liegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel nebeneinander liegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, so daß ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die langen Achsen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets miteinander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wieder aus einer außerordentlich großen Zahl feinster Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinklig kreuzen. Diese Kalkfasern verlaufen bei Mitra, Oliva und Murex sowohl in den Plättchen der beiden Grenzschichten (äußere und innere Blätterschicht), wie auch in den Elementen der Mittelschicht schräg unter einem Winkel von 45° geneigt.

Die Uebereinstimmung zwischen dieser Struktur der Schalen mariner Gastropodenformen und der inneren Blätterschicht des Helix-Gehäuses kann füglich nicht bezweifelt werden. Aber man wird trotz des etwas abweichenden Aussehens auch den äußeren Stalaktiten-Schichten eine ganz analoge Struktur zuschreiben müssen, wie sich aus einer Vergleichung der optischen und sonstigen Eigentümlichkeiten der Elemente beider Schalenlagen ohne weiteres ergiebt.

Der wesentlichste Unterschied liegt nur in der Kürze der stalaktitischen Plättchen und ihrer viel unregelmäßigeren welligen Form. Könnte noch ein Zweifel bezüglich der Zusammengehörigkeit von beiderlei Elementen bestehen, so wird er dadurch beseitigt, daß, wie später gezeigt werden soll, bei der Schalenregeneration alle Uebergänge zwischen den langgestreckten, von

Digitized by Google

der Schmalseite gesehen, als Bänder erscheinenden Platten und jenen viel kürzeren Gebilden gefunden werden können, welche, von der Kante gesehen, wie verzweigte kleine Stalaktiten erscheinen. Es bleibt schließlich noch übrig, zu prüfen, ob und in welchem Maße die hier entwickelten Anschauungen bezüglich des feineren Baues der Gastropodenschalen mit den bisher darüber geäußerten Ansichten übereinstimmen. Als diejenige Arbeit, welche hier als die eigentlich grundlegende zu nennen ist, wird stets die meisterhafte Untersuchung G. Rose's über den Bau der Schale von Strombus gigas gelten müssen. Aus früherer Zeit sind nur noch die Arbeiten des Grafen Bournon und jene Bowerbank's über den Schalenbau von Cypraea mauritiana zu erwähnen. Es ergab sich, daß die Struktur der Gastropodenschalen eine zwar sehr verwickelte, im übrigen aber ziemlich gleichförmige ist. Im allgemeinen finden sich drei Schalenschichten, die aus denselben, nur verschieden angeordneten Elementen bestehen. Jede Schicht besteht aus dünnen, auf den Kanten stehenden Kalkblättchen, die in der äußeren und inneren Schicht die gleiche Richtung, in der zwischen beiden gelegenen Mittelschicht dagegen eine zu jenen senkrechte Richtung besitzen. „Die sämtlichen Blätter aller 3 Lagen bestehen nun wieder aus dünnen, rechtwinkligen Prismen, die, in paralleler Richtung mit ihren Seitenflächen aneinander gereiht, die Dicke der Blätter ausmachen. Sie haben in je 2 aufeinander folgenden Blättern bei sämtlichen Lagen eine entgegengesetzte und aufeinander senkrechte Richtung" (Rose). Werden die Schichten in der Richtung der Hauptflächen der sie aufbauenden Blätter durchschnitten, so erhält man auf dem Schliffe Systeme von sich kreuzenden Linien, weil die Blätter sehr dünn und durchsichtig sind und weil die Richtung der Fasern in 2 benachbarten Blättern eine entgegengesetzte ist. Ganz anders ist das Bild eines Schliffes, der eine der Schichten senkrecht gegen die Fläche der Blätter und parallel der Längsrichtung der Fasern je zweier abwechselnden Schichten durchschneidet. Man sieht dann in den Blättern 1, 3, 5, 7 . . . die Prismen resp. ihre Fasern längs getroffen, in den Blättern 2, 4, 6, 8 . . . aber quergeschnitten (Ehrenbaum). „Die Seitenflächen der Prismen sind glänzend, der Querbruch derselben matt; betrachtet man nun die schmalen Flächen der Blätter einer jeden Lage an den Stellen, wo der Bruch überhaupt parallel den Seitenflächen der Prismen gegangen ist, so erscheinen diese abwechselnd glänzend und matt" (G. Rose).

Digitized by Google

Sieht man davon ab, daß nach Rose die einzelnen Blättchen aus wirklichen Prismen aufgebaut sein sollen, was sicher unzutreffend ist, so ergiebt sich, wie man sofort erkennt, eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Resultaten meiner eigenen Beobachtungen und den von Rose vertretenen Anschauungen. Auch Nathusius-Königsborn, der in neuerer Zeit ausgedehnte Untersuchungen über Bau und Struktur der Molluskenschalen veröffentlicht hat, gelangte im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie Rose. Auch er hebt hervor, daß „bei allen von ihm untersuchten Gastropoden (Helix, Nerita, Buccinum, Mitra, Cypraea) die Grundstruktur der Schale ein ähnliches Bild zeigt". Immer besteht die Schale „aus ungefähr senkrecht auf die Flächen gestellten Blättern oder Platten, deren Flächen aber in den verschiedenen Schichten rechtwinklig zu einander gestellt sind. Es folgt ferner, daß diese Blätter durchweg dieselbe feinere Struktur haben, die Richtung der letzteren aber in den nebeneinander liegenden Blättern eine regelmäßig alternierende ist. Die zarte Streifung innerhalb des Querschnittes der Blätter gestattet, diese feinere Struktur nur als eine lamelläre oder als eine fibrilläre zu betrachten, und die verschiedenen Beleuchtungseffekte lassen sich nur bei Annahme der letzteren erklären" (Nathusius, l. c. S. 51 f.).

Der Nachweis, daß das letzte Strukturelement der Kalkplättchen in Gastropodenschalen feinste Fasern oder Fibrillen sind, ist ein sehr wesentlicher Punkt, in welchem Nathusius über Rose hinausgeht und bezüglich dessen ich ihm durchaus beipflichten muß.

„Schon wenn Schalenstückchen ohne weitere Vorbereitung durch Zerdrücken zwischen harten Körpern gröblich zerkleinert werden, erhält man in größeren Fragmenten den Nachweis der plattenförmigen Struktur und findet unter den feinsten Trümmern Fasern oder Nädelchen. Noch bessere Resultate giebt das Macerieren von Schalenstücken in einer so geringen Quantität verdünnter Essigsäure, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkgehaltes ungenügend ist. . . . In den feinsten Fragmenten treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa 0,75—0,9 μ betragender Dicke auf."

Nathusius-Königsborn hat ferner auch schon in vollkommen zutreffender Weise das abwechselnd streifige und punktierte Aussehen der nebeneinander liegenden, in geeigneter Richtung quer durchschnittenen Plättchen beschrieben und abgebildet (l. c. S. 52

Digitized by Google

und Taf. IV, Fig. 22 C) und bezieht dasselbe ganz richtig auf den gekreuzten Verlauf der Kalkfasern in je 2 benachbarten Plättchen. Das eigentümliche, oben bereits geschilderte Verhalten der gebänderten Quer- oder Längsschnittsflächen jeder Blätterschicht im auffallenden Lichte, wobei in bestimmter Lage des Präparates die einzelnen Bänderzüge abwechselnd matt silberglänzend und völlig dunkel erscheinen, während nach Drehung um 180° die vorher hellen Streifen dunkel aussehen und umgekehrt, bezieht Nathusius auf das eben erwähnte Strukturverhältnis. „Die bei auffallendem Lichte dunkel erscheinenden Balken oder Querschnitte von Platten sind diejenigen, wo die Schlifffläche mit der Faserrichtung zusammenfällt, während diejenigen, wo die Fasern quergeschnitten wurden, den matten Silberglanz zeigen."

Nathusius resumiert seine Resultate dahin, „daß die Struktur des Hauptteils der Schale bei den Gastropoden eine fibrilläre ist. Diese Fibrillen sind in senkrecht zu den Schalenflächen stehenden Platten vereinigt, die Fasern selbst stehen in Winkeln von ca. 45° zu den Schalenflächen, haben aber in den nebeneinander befindlichen Platten eine sich kreuzende Richtung, und endlich ändert sich schichtweise auch die Stellung der Platten so um, daß die Flächen der oberen und der unteren Schicht Winkel von ca. 90° miteinander haben". Wie Rose hat auch Nathusius diese komplizierte Anordnung der Kalkfasern durch ein Schema erläutert (Nathusius, Taf. IV, Fig. 23), welches in der That sehr geeignet ist, dieselbe anschaulich zu machen.

Dabei ist aber, wie in Rose's Schema, die wirkliche Struktur insofern vereinfacht dargestellt worden, als, wie schon früher erwähnt wurde, die einzelnen Platten sich vielfach spalten und verzweigen und demgemäß ineinander gesteckt und verkeilt sind, wie dies auf jedem Quer- und Flächenschliffe ganz deutlich hervortritt. Besonders reichlich scheint diese Aufsplitterung der Platten in der Nähe der Grenze je zweier Plattensysteme (Schichten) zu sein, und es ist hier außerordentlich schwer, die ohne Zweifel vorhandenen Beziehungen der Kalkfasern benachbarter Blätterschichten genauer festzustellen.

Wenn man an guten Dünnschliffen eine solche Grenzzone bei genügend starker Vergrößerung untersucht, so kann man sich leicht überzeugen, daß die Fasern der einen Schicht in die benachbarte ausstrahlen (Fig. 24), wie dies auch Nathusius

Digitized by Google

schon behauptet hat. Es scheint, wie er sagt (l. c. S. 54), wahrscheinlich, „daß die Platten aus einzelnen Balken (oben als Faserbüschel oder Bündel bezeichnet, B.), deren Breite ungefähr der Dicke der Platten entspricht, bestehen, und könnte es vielleicht sein, daß jeder Balken einer Platte der unteren Schicht die Fortsetzung je eines Balkens der sämtlichen Platten der oberen Schicht ist; konstruktiv unmöglich ist es aber, daß die einzelnen Balken diese Torsion nebeneinander und als ein ungetrenntes Ganzes vollführen".

Ich habe durchaus den Eindruck gewonnen, daß unter entsprechendem Wechsel der Verlaufsrichtung die Fasern einer Schicht sich in die benachbarte fortsetzen. Es würde aber eine sehr mühevolle Untersuchung einer großen Zahl von Dünnschliffen der verschiedensten Richtung erfordern, wollte man hier die nötige Klarheit gewinnen.

So viel ich sehe, war es zuerst v. Gümbel, welcher mit Rücksicht auf die besondere (blättrige) Struktur der Gastropoden- (und mancher Muschel-)Schalen die betreffende, von der Prismenlage der Lamellibranchier sowie der Perlmutterschicht gänzlich verschiedene Substanz, wegen ihrer äußerlichen Aehnlichkeit mit Porzellan oder Elfenbein, als Porzellan- oder Elfenbeinschicht zu bezeichnen vorschlug. In der That braucht man sich ja nur der als Porzellanschnecken in den Handel gebrachten Cypräen zu erinnern, um diesen Namen durchaus gerechtfertigt zu finden.

Nach v. Gümbel besteht die „Elfenbeinsubstanz" „aus sehr feinen, pallisadenähnlichen, dicht gedrängt stehenden, nädelchen- oder säulchenartigen Fäserchen, in welche die sich senkrecht abspaltenden Schalenstückchen zerfallen, wenn man sie zerdrückt. Diese Nädelchen sind keine krystallartigen Prismen, sondern sie laufen mehr oder weniger spindelförmig aus und sind nur da, wo sie an einer neuen Schichtenlage absetzen oder an ein anderes System von Nädelchen angrenzen, senkrecht oder schief zu ihrer Längsrichtung abgeschnitten" (v. Gümbel). Ihre Form hält v. Gümbel für bedingt „durch die ursprüngliche zellige oder zellenähnliche Ausbildung der tierischen Membranen, in deren Räumen der Kalk sich ablagerte". Nach v. Gümbel sind, abgesehen von der äußersten und innersten Oberflächenlage in der Gastropodenschale, nicht immer 3 durch die Richtung der „Fasern" bestimmt unterscheidbare Schichten nachweisbar, sondern er fand, „daß unter verschiedenen Richtungen geneigtfaserige

oder senkrecht stehende Schichtensysteme vielfach miteinander wechseln“ [1]).

Im übrigen hat schon Bowerbank darauf aufmerksam gemacht, daß die Blätter, welche parallel den Anwachsstreifen stehen, bei einigen Gattungen in der äußeren und inneren Lage, bei anderen in der mittleren Lage sich befinden. Von 8 untersuchten Gattungen hatten 4 die eine Stellung, 4 die andere. Bei Cypraea, Cassis, Ampullaria und Bulimus liegen diese Blättchen in der äußeren und inneren Lage, bei Conus, Pyrula, Oliva und Voluta in der mittleren, was auch Rose bestätigt fand.

Tullberg, welcher in neuerer Zeit den Schalenbau der Mollusken namentlich mit Rücksicht auf die Bildungsweise der Gehäuse untersucht hat, verdanken wir auch einige Angaben über die Struktur der Schale von Buccinum undatum. Die etwas unklare Beschreibung läßt nur erkennen, daß auch in diesem Falle der feinere Bau der 3 Hauptschichten der Schale mit den Angaben G. Rose's im wesentlichen übereinstimmt.

Es wurde schon oben angedeutet, daß die lamelläre „Elfenbeinsubstanz“ nicht ausschließlich den Gastropoden-Schalen zukommt, sondern sich, wiewohl nur in geringerer Verbreitung, auch bei Lamellibranchiern findet, worauf schon Ehrenbaum hingewiesen hat. Von besonderem Interesse in dieser Beziehung erwiesen sich die Schalen von Cardium, Tellina und Scrobicularia. Betrachtet man einen Querschliff von Cardium edule (Ehrenbaum, l. c. Fig. 7), der senkrecht auf die Anwachsstreifen in der Richtung vom Schloß nach dem Bauchrande zu geführt wurde, so erblickt man in der äußeren Schicht „ein System von schief längsgetroffenen, feinfaserig gebauten Blättern, welches zwischen sich Raum läßt für ein zweites ebensolches System, dessen Fasern aber schief quergetroffen sind. Meist zeigen aber auch die Blätter sehr große Unregelmäßigkeiten; sie verlaufen nicht gerade, treten vielfach aus der Schlifffläche heraus und erscheinen als mannigfach hin und her gebogene, mit Fortsätzen und Verzweigungen versehene Gebilde. Dieses

1) Die sogen. „kreidige“ Schicht der Austernschalen betrachtet v. Gümbel als gleichwertig mit der „Elfenbeinsubstanz“ der Gastropodenschalen, welche dort nur die Eigentümlichkeit hat, daß die Fäserchen senkrecht zur Schalenoberfläche stehen und infolge von Zersetzungen stark angegriffen und verwittert sind.

Verhältnis tritt noch auffälliger hervor, wenn der Querschliff etwas schief oder fast der Schalenoberfläche parallel geführt wird." Man erhält dann die sonderbaren Zeichnungen, welche Ehrenbaum in seiner Fig. 6 von Scrobicularia piperata abgebildet hat. „Diese eigentümlichen Figuren, die auf Flächenansichten dünner Schalen in ganz gleicher, wenig regelmäßigerer Form auftreten, sind es, die, wie Ehrenbaum bemerkt, bei schwächerer Vergrößerung auf Carpenter den Eindruck von spindelförmigen Zellen („fusiform cells") gemacht haben und die er in verschiedener Ausbildung bei sehr vielen Arten findet und mehrmals abbildet." Es sind diese Angaben Ehrenbaum's wichtig, denn sie zeigen uns, daß die einzelnen Elemente einer sonst wohl entwickelten Blätterschicht ganz unregelmäßig gestaltet sein können. Daß ihnen demungeachtet die gleiche faserige oder fibrilläre Struktur zukommt wie den unregelmäßigeren Platten der Gastropodenschalen, ergiebt sich aus der Untersuchung von Schliffen, der in einer auf den beiden vorhergehenden senkrechten Richtung ungefähr parallel zu den bogigen Anwachsstreifen geführt wurden. Solche, die Anwachsbogen tangierende Schnitte zeigen dann die Blätter der Schale von der Fläche. Diese erscheint wieder wie bei den Gastropoden schräg gestreift, und zwar „verlaufen wie dort die Fasern je zweier benachbarter Blätter allemal in entgegengesetzter Richtung, also präsentieren sie sich bei der Durchsichtigkeit der Blätter in gekreuzten Strichsystemen".

Der besondere Charakter der „Elfenbeinsubstanz" der Gastropoden- und gewisser Muschelschalen prägt sich nicht nur in der geschilderten eigentümlichen und sehr verwickelten Struktur aus, sondern nicht minder auch in dem ganz verschiedenen Verhältnis zwischen anorganischer und organischer Substanz. Sowohl die Perlmuttersubstanz, wie insbesondere die Prismenschicht der Lamellibranchier zeichnen sich durch einen verhältnismäßig sehr bedeutenden Gehalt an organischer Masse aus, was sich ja so deutlich beim Entkalken mit Säuren in dem Zurückbleiben eines noch die feinsten Strukturverhältnisse zeigenden (Conchiolin-)Gerüstes ausprägt. Ganz anders verhalten sich unter diesen Umständen Gastropodenschalen. Der organische Rest ist hier immer außerordentlich gering, und niemals läßt sich an demselben noch irgend etwas von der komplizierten Struktur der Schale erkennen. Nur an jugendlichen Schalen ist es etwas anders, und bleibt hier beispielsweise bei Helix eine ziemlich

Digitized by Google

derbe, gelblich gefärbte Membran zurück, welche aber lediglich den äußeren Schalenüberzug (das Periostracum) darstellt, an welches von innen her die Kalksubstanz angelagert wird. Eine sehr gute Beschreibung dieses organischen Schalenüberzuges bei Helix hat Nathusius-Königsborn (l. c. S. 56) geliefert. Ich komme auf diesen Punkt noch später bei Besprechung der Schalenbildung zurück.

Bringt man Stückchen der Kalkschichten von Helix pomatia in Essigsäure, so bleibt so gut wie nichts davon zurück, wenn aller Kalk gelöst ist. Ganz ebenso verhält es sich aber auch bei den dickschaligen marinen Gastropodenformen. Werden Stückchen der Schale von Strombus in einer so geringen Menge von Essigsäure maceriert, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkes ungenügend ist, so werden nach Nathusius „beim Zerdrücken der mürber gewordenen Schalenstücke zahlreiche Fragmente von ziemlich regelmäßiger rhomboëdrischer Form gefunden, sie entsprechen einzelnen Balken der Plättchen, welche auch in der Richtung der horizontalen Schichtung durch die Einwirkung der Säure zerfallen sind, ein Umstand, der darauf hinweist, daß diese Schichten durch einen verschiedenen Kalkgehalt oder durch eine verschiedene Angreifbarkeit desselben durch die Säure charakterisiert sind; in den feinsten Fragmenten aber treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa 0,75—0,9 μ betragender Dicke auf“ (Nathusius, l. c. S. 52).

„Verfolgt man ihre allmähliche Auflösung bei starker Vergrößerung in ganz schwacher Säure, so sieht man sie von den Enden aus verschwinden und dort die leise Andeutung eines von der Säure hinterlassenen organischen Substrates, das aber so ungemein zart oder in der Essigsäure so weit quellbar ist, daß seine Spuren nach vollständiger Auflösung der Nädelchen verschwunden sind. Auch bei Auflösung größerer Schalenstückchen in Essigsäure bleiben nur zweifelhafte Spuren eines organischen Rückstandes wahrnehmbar“ (Nathusius).

Da sich bei den Lamellibranchiern mit Bestimmtheit eine Verschiedenheit der äußeren Prismenschicht und der inneren Perlmutterlage in Bezug auf die Natur des Calciumkarbonats herausgestellt hat, so erhebt sich auch für die Gehäuse der Gastropoden die Frage, ob der Kalk in denselben in Form von Kalkspat oder Arragonit abgelagert ist. Graf Bournon hielt

seiner Zeit die übereinander geschichteten Blättchen des Strombus-Gehäuses für Spaltungsflächen des Kalkspates; aber bei diesen beträgt, wie später Rose bemerkte, „der obere Winkel auf einer Spaltungsfläche 101° 55′ und die zwei anderen Spaltungsflächen machen mit der ersteren schiefe Winkel von 105° 5′. Bei den Blättern des Strombus betragen dagegen die entsprechenden Winkel alle 90° oder benahe 90°, und von der Struktur des Kalkspates ist in der That nichts zu sehen.“ Infolgedessen hält G. Rose die Struktur der Schale von Strombus für „offenbar organisch“, wiewohl sie aus verhältnismäßig sehr reiner kohlensaurer Kalkerde besteht und von organischer Substanz nur äußerst wenig (0,5—1 Proz.) enthält. Beim Glühen „wurden größere Stücke der Schale nur auf der glänzenden und glatten inneren Oberfläche etwas geschwärzt, auf dem Bruche gar nicht; die Stücke bersten etwas auf und dekrepitieren nur schwach. Kleinere Stücke zerfallen in einzelne Splitter, die unter dem Mikroskop voller schwarzer Punkte, aber an den Rändern nicht aufgeborsten erscheinen“ (G. Rose). Im übrigen scheint der Gehalt an organischer Substanz bei verschiedenen Gastropoden-Species auch ziemlich verschieden zu sein. Man findet eine tabellarische Zusammenstellung einiger älterer Analysen in Bronn's Klassen und Ordnungen, Bd. III, 1899, Mollusca, neu bearbeitet von H. Simroth, S. 241, sowie in Krukenberg's Vergl. physiol. Vorträgen, IV. Tier. Gerüstsubstanzen, S. 265.

Bemerkenswert ist vor allem, daß, wie es scheint, neben kohlensaurem stets auch phosphorsaurer Kalk, wenn auch in ungleich geringeren Mengen, in der Schalensubstanz vorhanden ist. Wie ich mich selbst überzeugt habe, ist dies in besonders hohem Grade bei sehr jungen Schalen (von Helix) der Fall. Die allerjüngsten Schichten bestehen sogar, wenigstens bei Helix, fast nur aus Calciumphosphat (und vielleicht etwas Magnesiumphosphat).

Die Gründe, welche G. Rose seiner Zeit bestimmten, den kohlensauren Kalk der Gastropodenschalen (Strombus) für Aragonit zu halten, waren hauptsächlich das ziemlich hohe specifische Gewicht (2,97), sowie die größere Härte. Wenn man mit v. Gümbel diese Argumente nicht für streng beweisend halten will, so kann, da die feinfaserige Beschaffenheit des Kalkes in den Schalen eine Untersuchung des Achsenbildes unmöglich macht, in diesem Falle eine Entscheidung, ob Kalkspat vorliegt oder Aragonit, mit Sicherheit wohl nicht getroffen werden. Wenn daher Simroth in seiner Bearbeitung der Mollusken in Bronn's Klassen und Ordnungen als

Digitized by Google

eigentliches Bauelement der Gastropodenschale „eine Kalkfibrille bezeichnet, mehr oder weniger auf ein Aragonit-Individuum zurückzuführen, umgeben von einem organischen Conchinhäutchen", so ist das letztere thatsächlich nicht nachzuweisen, die Aragonitnatur aber mindestens fraglich.

V. Entstehung und Wachstum der Gastropodenschalen.

A. Das normale Schalenwachstum bei Helix.

Wenn man die wunderbar komplizierte Struktur der Gastropodengehäuse an guten Präparaten zu studieren Gelegenheit hat, so muß sich jedem sofort die Frage aufdrängen, wie ein derartiges, fast nur aus anorganischer Substanz bestehendes Gebilde als Erzeugnis lebendiger Zellen und zwar außerhalb derselben überhaupt zustande kommt und welcher Art die dabei beteiligten gestaltenden Prozesse sind. Man sieht aber auch auf den ersten Blick, daß es sich hier um Fragen handelt, noch ungleich verwickelter und schwieriger zu entscheiden als jene, die sich bei Untersuchung der Bildungsgeschichte der Muschelschalen aufdrängen. Wie einfach erscheint der Bau einer Pinna- oder Anodonten-Schale im Vergleich zu der bewundernswerten Konstruktion eines Strombus- oder selbst nur eines Helix-Gehäuses.

Vielleicht liegt es an der scheinbaren Aussichtslosigkeit auf eine erfolgreiche Behandlung so schwieriger Fragen, daß die Zahl der Arbeiten auf diesem Gebiete bisher eine nur sehr beschränkte ist und daß theoretischen Erörterungen und Spekulationen hier seit jeher ein unverhältnismäßig größerer Raum gegönnt wurde als wirklichen Untersuchungen. So ist es erklärlich, daß, obschon das Strukturprincip der Gastropodenschalen bereits seit einem halben Jahrhundert im wesentlichen bekannt ist, doch die wichtigsten und interessantesten Fragen, die sich daran naturgemäß knüpfen, noch immer unentschieden, ja nicht einmal in Angriff genommen sind.

Worauf beruht die Anordnung und gegenseitige Beeinflussung der Kalkfasern (Fibrillen) der Schale? „Wodurch wird die Richtung der Fibrillen in den verschiedenen Lagen über- und nebeneinander in demselben Schnitte bedingt? Durch Zufälligkeiten im Wachstum oder Richtung der secernierenden Zellen des Mantelrandes? Oder durch mechanische Ansprüche zum Zwecke genügender Schalenfestigkeit? Wie wirken alle diese Faktoren zusammen? Welches sind die maßgebenden?"

Digitized by Google

Auf alle diese Fragen ist leider, wie Simroth (l. c.) bemerkt, noch keine Antwort gefunden.

Ich bin natürlich weit entfernt, zu glauben, daß das Wenige, was ich im folgenden mitzuteilen habe, etwa einer Lösung des Problems gleichkäme. Indessen hoffe ich doch zeigen zu können, daß eine solche nicht außerhalb des Bereiches der Möglichkeit liegt und daß sich bei richtiger Fragestellung wenigstens einige für weitere Untersuchungen leitende Gesichtspunkte gewinnen lassen.

Unsere Landschnecken, namentlich die Helix-Arten, bieten auch hier wieder ein vortreffliches Material, welches fast überall in sozusagen unbegrenzter Menge zur Verfügung steht und sich insbesondere auch zu den so wichtigen Regenerationsversuchen ungleich besser eignet als Wasserschnecken, mit welchen ich in dieser Beziehung sehr schlechte Erfahrungen gemacht habe.

Sobald unsere einheimischen Helix-Arten ihre Winterquartiere verlassen und dann eine Zeit lang reichlich Nahrung aufgenommen haben, beginnen sie alsbald damit, ihr Gehäuse zu vergrößern, indem sie vom Schalenrande aus in unmittelbarer Kontinuität mit der alten Schale ein mehr oder weniger langes Stück neuer Schale bauen. Dieser Vorgang spielt sich während mehrerer Wochen ab und erstreckt sich bei Helix pomatia, die etwas später mit dem Schalenbau beginnt als andere Species derselben Gattung, bis in den Hochsommer herein. Die neugebildete Schalensubstanz verrät sich sofort durch die größere Durchsichtigkeit und ihre elastische, weiche Beschaffenheit; sie erscheint deshalb, da die dunkel pigmentierte Manteloberfläche allenthalben durchschimmert, viel dunkler als ältere Schalenteile und giebt dem Fingerdruck noch leicht nach. Erst ganz allmählich verdickt sich die Schale von innen her durch Neuauflagerung von Kalksubstanz und wird dann hart und unnachgiebig. Dies betrifft immer zuerst die dem alten Schalenrande zunächstliegenden und daher auch zuerst gebildeten Schalenteile, während eine ziemlich breite Zone des jungen Schalenrandes noch ganz weichhäutig und völlig kalkfrei erscheint. Es beginnt daher die normale Schalenbildung bei Helix ganz wie bei den Muscheln mit der Abscheidung eines zunächst außerordentlich zarten und weichen, nur aus organischer Substanz bestehenden Häutchens (Cuticula, Periostracum) durch bestimmte Epithelzellen des Mantelrandes, also als eine reine Cuticularbildung. Dies ergiebt sich sehr deutlich aus der feineren Struktur dieses Häutchens, die man ohne Mühe untersuchen kann, wenn man einfach mit der

Digitized by Google

Schere ein Stückchen der weichen Randzone einer im vollen Wachstum begriffenen Helix-Schale abschneidet und unter Wasserzusatz von der Fläche her bei starker Vergrößerung betrachtet. Man erkennt dann in der Regel leicht eine zarte polygonale Felderung der durchsichtigen Membran (Fig. 26), welche sich auf den ersten Blick als Abklatsch der freien Flächen des Mantelepithels verrät, mit welchem das Häutchen zu dieser Zeit auch ziemlich fest zusammenhängt, ohne daß jedoch von einer untrennbar festen Beziehung zwischen den Zellen und der von ihnen ausgeschiedenen Cuticularmembran die Rede sein könnte, wie eine solche beispielsweise bei den Chitinhäuten der Arthropoden die Regel ist. Immer gelingt es schon durch bloße stärkere Berührung des etwas gewulsteten Mantelrandes, diesen zur Retraktion und daher zur Ablösung von dem neugebildeten Periostracum zu bringen. Bekanntlich sind ja überhaupt die Beziehungen zwischen Tier und Schale bei den Schnecken noch viel weniger ausgeprägt als bei den Muscheln, indem dort die ganze Manteloberfläche der Innenseite des Gehäuses sich nur lose anschmiegt und bei jeder heftigeren Bewegung des Tieres notwendig Verschiebungen erfährt, die unter Umständen außerordentlich bedeutend sein werden. Es sind diese Verhaltnisse sehr im Auge zu behalten, wenn es sich um Erklärung der Schalenbildung handelt.

Es sei noch bemerkt, daß der jüngste kalkfreie Rand der Cuticula (des Periostracums) nach Durchtränkung mit einer Lösung von Kupfersulfat, Auswaschen und Zusatz von Natron- oder Kalilauge sich intensiv violett färbt (Biuret-Reaktion); ältere Teile der Cuticula geben die Reaktion dagegen nicht mehr, was darauf hinzudeuten scheint, daß eine allmähliche chemische Umwandlung einer ursprünglich eiweißartigen Substanz in die eigentliche Cuticularmasse (Conchiolin?) stattfindet.

Es sind mir bei Untersuchung zahlreicher „bauender" Exemplare von Helix pomatia noch einige Besonderheiten der Struktur des jungen häutigen Schalenrandes aufgefallen, die ich nirgends erwähnt gefunden habe und die mir für die Entscheidung gewisser Fragen von Wichtigkeit zu sein scheinen. Auf der äußeren Fläche der Cuticula erheben sich, wie dies schon Nathusius-Königsborn ganz zutreffend beschrieben und abgebildet hat, Längswülste, „welche in annähernd parallelen, aber nicht fortlaufenden, sondern abgebrochenen Linien quer über die Anwachsstreifen, also in der Richtung der Spirale gehen". Behandelt man eine solche Membran mit einem stark färbenden, wasserlöslichen Tinktionsmittel (etwa

Karmin), so treten nachher zwar schwach, aber deutlich gefärbte Bänder hervor, welche untereinander parallel und senkrecht zum Schalenrande verlaufen und auch in den schon verkalkten Schalenteilen noch weithin sichtbar bleiben (Fig. 27). Es sind ziemlich breite Streifen, welche sich auch durch gewisse Besonderheiten der Struktur von der Umgebung scharf unterscheiden. An günstigen Präparaten sieht man, namentlich am freien Rande der Membran, der sich immer am stärksten färbt, daß jenen Streifen breite Längsfalten der Cuticula entsprechen, also, von der Innenseite her gesehen, Hohlrinnen, die nach außen konvex vorspringen. Man überzeugt sich ohne Schwierigkeit, daß diese Fältelung durch eine entsprechende Faltenbildung der die Cuticula ausscheidenden Epithelschicht verursacht ist.

Die besondere Struktur der Cuticula an Stelle der Falten macht sich entweder durch eine zarte Körnelung derselben oder durch eine feinfaserige (fibrilläre) Beschaffenheit geltend (Fig. 26, 28, 30). Die Körnchen sind sehr klein, stark lichtbrechend und, wie auch die Fibrillen, in Säuren und Alkalien unlöslich.

Die Fibrillenstränge scheinen längs der konkaven Innenfläche der Hohlrinnen zu verlaufen, ohne derselben fest anzuhaften, denn sie erscheinen vielfach wellig verbogen, ohne daß die Cuticularfalten selbst eine entsprechende Krümmung aufwiesen. Man kann sie wie die Körnchenstränge, aus denen sie hervorzugehen scheinen oder denen sie wenigstens folgen, weit in den verkalkten Teil der Schale hinein verfolgen, in welchem sie stets zwischen der Kalkschicht und der äußeren Cuticula verlaufen. In einigen Fällen fand ich bei Helix pomatia im unverkalkten jüngsten Schalenteil an Stelle der Faserstränge entsprechend breite Züge von kürzeren und längeren spindelförmigen Körpern, die ich kaum für etwas anderes halten kann als für Gebilde, aus denen sich später die Fibrillen entwickeln (Fig. 31), zumal sie stellenweise ein ganz unzweideutiges Auswachsen in die Länge erkennen lassen. Ich werde später auf die mögliche Bedeutung dieser eigentümlichen Fibrillenzüge, die täuschend einem Strange fibrillären Bindegewebes gleichen, eingehen.

Das größte Interesse bietet nun offenbar die Untersuchung der Vorgänge, wie und in welcher Weise der Kalk weiterhin auf der Innenfläche der Cuticula abgelagert wird. Es erfolgt dies, wie man sich in jedem einzelnen Falle leicht überzeugen kann, immer erst in einigen Entfernung vom neugebildeten Rande der Schale bezw. des Periostracums, so daß wie bei den Lamelli-

Digitized by Google

branchiern normalerweise die Kalkabscheidung niemals frei auf der Oberfläche des Mantelepithels, sondern stets unter dem Schutze einer organischen, dicht anliegenden Membran (Cuticula) beginnt. Ich muß ausdrücklich erwähnen, daß die dabei zu beobachtenden Erscheinungen keineswegs immer so klar und deutlich hervortreten wie in dem speciellen Falle, den ich der folgenden Schilderung zu Grunde lege. Es kommt dabei offenbar sehr auf den zeitlichen und namentlich auf einen ungestörten Verlauf der Schalenbildung an.

Beobachtet man zunächst im gewöhnlichen durchfallenden Lichte, so erscheint die äußerste Grenze der Kalkschicht gekennzeichnet durch das Auftreten von sehr kleinen, rundlichen Scheibchen, die zunächst äußerst blaß und schwach lichtbrechend sind; sie liegen dicht bei einander, sind aber doch durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt (Fig. 34). Selbst bei Anwendung starker Apochromate ist es nicht ganz leicht, über die eigentliche Struktur und Form dieser Gebilde Sicherheit zu gewinnen, namentlich im ersten Beginn ihres Auftretens. Man kann nur sagen, daß die Mitte jedes Scheibchens deutlich stärker lichtbrechend ist als der ganz blasse Rand, und daß dieser Unterschied mit der Vergrößerung der Scheibchen in einer etwas älteren Zone der Kalkschicht noch auffallender hervortritt. Bei hoher Einstellung erscheint die Mitte immer hellglänzend, bei tiefer dagegen dunkel. In der Folge wachsen nun diese Gebilde sowohl in die Fläche wie insbesondere auch in die Dicke. Sie bilden dann bald eine zusammenhängende Lage kleiner, flacher Warzen von eigentümlich körnigem Aussehen mit stärker lichtbrechendem Centrum und ziemlich unregelmäßigem Kontur. Vielfach machte es mir den Eindruck, als ob jedes solche Wärzchen aus mehreren neben- und übereinander gelagerten „Scheibchen" gebildet würde, indessen konnte ich über diesen Punkt volle Sicherheit nicht gewinnen. Schließlich wird die „Warzenschicht", wie ich diese anfängliche Kalkablagerung nennen will, so dick und damit so undurchsichtig, daß die Anwendung stärkster Vergrößerungen nicht mehr möglich ist. Schwächere Systeme liefern aber immer das Bild warziger, durch hellere Zwischenräume getrennter Gebilde von körnigem Aussehen. Daß die erste Anlage der Scheibchen in unmittelbarer Abhängigkeit von jenen Epithelzellen des Mantelrandes steht, welche der betreffenden Zone der jungen wachsenden Schale angeschmiegt sind, scheint mir ganz unzweideutig aus ihrer Form und Anordnung hervorzugehen. Weiterhin

Digitized by Google

macht es aber mehr den Eindruck, als ob die einmal gebildeten Scheibchen sozusagen als Krystallisationscentren wirkten, welche in ziemlich unregelmäßiger Weise durch Auflagerung von Substanz aus einem abgeschiedenen flüssigen Sekrete wachsen. Die Kleinheit der Gebilde, sowie die dichte Gruppierung derselben zu einer zusammenhängenden, ziemlich undurchsichtigen Kruste in einem noch ganz jungen Teil der Schale macht die Untersuchung in jedem Falle sehr schwierig.

Viel günstiger als am wachsenden Schalenrand älterer Schnecken liegen die Verhältnisse bei ganz jugendlichen Individuen unmittelbar nach oder noch vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Fig. 32 zeigt den jüngsten Rand der Kalkschicht des Gehäuses eines der Eischale entnommenen Exemplares von Helix pomatia. Man sieht, daß auch hier zunächst deutlich voneinander getrennte Plättchen angelegt werden, deren Dimensionen nur unverhältnismäßig größer sind als am wachsenden Schalenrande älterer Individuen. Es sind rundliche, aber nicht genau kreisförmig begrenzte, rosettenförmige Gebilde, welche, bei starker Vergrößerung untersucht, eine sehr eigentümliche Struktur erkennen lassen (Fig. 33). Bekommt man sie an einzelnen Stellen am äußersten Rande des Präparates im Profil zu Gesicht, so überzeugt man sich leicht von der flach-napfförmigen Gestalt der von der freien Fläche her etwas eingedrückten Kalkplättchen. Jedes derselben zeigt bei mittlerer Einstellung auf die Fläche einen anscheinend dichteren, hellen Kern und eine dunklere Randzone, welch letztere ein ganz eigentümliches, sozusagen poröses Aussehen zeigt, indem Teile von sehr verschiedenem Lichtbrechungsvermögen in ganz unregelmäßiger Weise miteinander abwechseln. Dunkle und ganz helle Punkte und Strichelchen, die manchmal eine ziemlich deutliche radiäre Anordnung erkennen lassen, geben dem Rande ein Aussehen, als wechselten Lücken mit festen Substanzpartien ab. Dieselbe Beschaffenheit kommt, wie man bei hoher Einstellung sieht, der ganzen freien Fläche der Plättchen zu. Senkt man dann den Tubus so weit, daß der helle Kern deutlich hervortritt, so erscheint die demselben entsprechende Fläche matt, aber sehr deutlich punktiert, als ob Fasern oder Fibrillen, die von der Basis der Plättchen nach der freien Oberfläche ausstrahlen, im optischen Querschnitt gesehen würden. In einiger Entfernung vom äußersten Rande der jungen Kalkschicht verschmelzen die einzelnen Plättchen völlig miteinander, doch bleiben die Grenzen zunächst noch deutlich sichtbar in Form ziemlich breiter, heller

Digitized by Google

Linien, durch welche im Verein mit den centralen hellen Kernflecken die ganze Schicht einer einfachen Lage von Plattenepithel, wenigstens bei einer gewissen Einstellung, sehr ähnlich wird. Diese Aehnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die einzelnen Plättchen sich gegeneinander mehr oder weniger polygonal abplatten. Eine sehr auffallende Thatsache ist die zunehmende Verkleinerung der Plättchen in den etwas älteren Teilen der Schale; in dem Maße, wie die Plättchen sich dicht zusammenschließen, wird der Rand schmäler, so daß bei tiefer Einstellung die hellen Kernflecke sich fast unmittelbar berühren. Das ganze Bild dieser primären Kalkschicht wird aber schon in geringer Entfernung vom Rande sehr undeutlich, indem sich eine neugebildete Lage zartfaserigen Kalkes darüberlegt, deren Entstehung wahrscheinlich so aufzufassen ist, daß an die vorhandenen radiärfaserigen Plättchen der später abgelagerte Kalk sich derart angliedert, daß die einzelnen Fibrillen nunmehr in einer der Achse der Schalenwindungen parallelen Richtung angeordnet erscheinen, wodurch natürlich die ursprüngliche Plättchenstruktur mehr und mehr verwischt wird. Stellt man an einer solchen Stelle des jungen Schälchens tief ein, so tritt noch ganz deutlich die Mosaik der hellen Kernflecke hervor, während bei Einstellung auf die Oberfläche des Präparates die äußerst zarte, parallelfaserige Struktur der jüngsten Kalklagen sichtbar wird.

Bevor ich auf die weiteren Veränderungen dieser letzteren eingehe, dürfte es zweckmäßig sein, zunächst einiges über die physikalischen und chemischen Eigenschaften der „Plättchenschicht“ mitzuteilen.

Untersucht man ein geeignetes Präparat im polarisierten Lichte, so fällt sofort auf, daß nicht nur der kalkfreie Rand des Periostracums, sondern auch noch die Plättchenschicht zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage vollkommen dunkel bleibt und daher anscheinend einfach brechend ist. An der embryonalen Schale von Helix pomatia habe ich mich davon überzeugt, daß die großen Kalkplättchen am jüngsten Rande, im Profil (von der Kante) gesehen, im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes deutlich matt leuchtend erscheinen, und es beruht daher wohl ihre scheinbare Anisotropie bei Flächenansicht nur auf einem geringen Grade von Doppelbrechung. Bei Zusatz irgend einer Säure lösen sich die Plättchen rasch und

Digitized by Google

vollkommen auf, ohne daß sich auch nur die geringste Spur einer Gasentwickelung erkennen ließe. Sie stimmen in dieser Beziehung vollkommen überein mit den jüngsten Prismenanlagen der Lamellibranchier (wenigstens der Najaden), solange dieselben noch nicht doppeltbrechend sind.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der „Plättchenschicht" des jungen wachsenden Schalenrandes von Helix bei Zusatz von Alkalien. Während Ammoniak auch in stärkster Lösung und bei beliebig lange fortgesetzter Einwirkung keinerlei Veränderungen hervorruft, treten solche bei Zusatz von starker Kali- oder Natronlauge sehr bald hervor und zwar in beiden Fällen in auffallend verschiedener Weise.

Kalilauge bewirkt schon nach wenigen Minuten die Entstehung reichlicher Mengen von höchst charakteristischen Krystallen in Form von dünnen, sechsseitigen Plättchen von sehr verschiedener und oft beträchtlicher Größe, welche teils von der Kante, teils von der Fläche zu sehen sind. Letzteren Falls muß man ihrer großen Dünne und Durchsichtigkeit wegen gut zusehen, um sie zu erkennen. Am dichtesten liegen die Krystalle immer im Gebiete der jüngsten Kalkschicht angehäuft, und in einem gewissen Stadium der Einwirkung findet man sie überhaupt nur dort. Ueber dem noch gar nicht verkalkten Cuticularrand der jungen Schale findet man sie entweder gar nicht oder doch nur ganz vereinzelt. Häufig lassen sich ganz deutlich zwei Lagen von Krystallen unterscheiden, eine tiefere, unmittelbar der Schaleninnenfläche aufliegende und eine etwas höhere, in welcher die Krystalle anscheinend ganz frei innerhalb der Zusatzflüssigkeit schwimmen. Da sie aber bei Druck auf das Deckglas nicht ohne weiteres flottieren und auch nur im Bereich des Präparates vorgefunden werden, so scheint es, daß sie in einer etwas zähen, vielleicht schleimigen, offenbar aus der Lösung gewisser Schalenbestandteile hervorgegangenen Substanz eingeschlossen liegen, aus der sie auch auskrystallisieren. Von der Kante gesehen, erscheinen die Blättchen stark doppeltbrechend (hell zwischen gekreuzten Nicols); von der Fläche betrachtet, bleiben sie dunkel im dunklen und hell im hellen Gesichtsfelde bei jeder Lage.

Sehr bemerkenswert ist der Umstand, daß die große Mehrzahl der Plättchen so steht, daß sie immer von der Kante gesehen werden. Läßt man ein solches Präparat längere Zeit stehen (1 bis

2 Stunden), so treten an den hexagonalen Plättchen eigentümliche Veränderungen auf. Zunächst erscheinen dieselben vollkommen durchsichtig und homogen, nach und nach aber trüben sie sich, gewinnen ein feinkörniges Aussehen (wie bestaubt), und zwar meist nicht gleichmäßig über die ganze Fläche, so daß helle Streifen und Inseln entstehen, und das Plättchen, von der Fläche gesehen, wie gefaltet oder zerknittert aussieht. Dann bilden sich zunächst vereinzelt, später aber an zahlreichen Stellen stark doppeltbrechende Büschel, welche anscheinend aus Nadeln gebildet sind, die sich ähnlich, wie es beim Tyrosin der Fall ist, im Mittelpunkte durchkreuzen. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich jedoch, daß es sich nicht sowohl um Nadelbüschel handelt, als vielmehr um Aggregate derselben Plättchen, wie sie anfangs einzeln auftreten, die sich nun so durchsetzen, daß sie, von der Kante gesehen, jenes Bild von Doppelbüscheln oder parallelen Nadelbündeln vortäuschen.

Nicht selten erscheinen einzelne größere Plättchen hohlschalenartig gekrümmt, so daß in Profilansicht das Bild eines Halbmondes entsteht. In den nicht gerade häufigen Fällen, wo Plättchenaggregate von der Fläche gesehen werden, bieten sie das Bild mehrerer ineinander liegender Sechsecke. Endlich kommen bei längerer Einwirkung von Kalilauge auch Aggregate von flach übereinander liegenden Plättchen von der Gestalt sphärischer Dreiecke vor.

Von ganz besonderer Schönheit erscheint der ganze geschilderte Krystallisationsprozeß, wenn es sich um den Schalenrand ganz junger, im Wachstum begriffener Schnecken handelt. Fügt man an den Rand eines solchen KOH-Präparates einen Tropfen Glycerin, so schreitet die Krystallbildung immer noch fort und man kann sie tagelang erhalten. Es entstehen dann große Drusen von Platten, die übereinander geschichtet liegen. Spült man nun mit Alkohol absol. ab und setzt Wasser zum Präparate, so vollzieht sich in Kürze eine merkwürdige Umkrystallisation. Alle Plättchen und Büschel von solchen zerfallen in kleine, sehr stark lichtbrechende, rundliche oder undeutlich rhomboëdrische Kryställchen, welche oft täuschend wie Fetttröpfchen aussehen.

Es muß besonders betont werden, daß, wie schon erwähnt, die jüngste Zone der Kalkschicht immer isotrop ist, während die durch Kalilauge daraus hervorgehenden Krystalle und namentlich

Digitized by Google

die durch Wasserzusatz erzeugten Zerfallsprodukte stark doppeltbrechend erscheinen, sich jedoch in Säuren ebenfalls ohne Gasentwickelung lösen.

Auch bei Zusatz von starker Natronlauge bilden sich unter allmählicher Lösung der Plättchenschicht stark lichtbrechende Kryställchen in größter Menge; die Form derselben ist aber nur selten die regelmäßig sechseckiger Plättchen, meist sind es kurze, dicke, anscheinend rhombische Täfelchen, bisweilen auch oktaëderähnliche Krystalle.

Die Entstehung der eben beschriebenen, überaus charakteristischen Krystalle bei Einwirkung von Kali- oder Natronlauge auf die junge, eben gebildete Schalensubstanz beweist ohne weiteres, daß es sich hier nicht um eine primäre Ablagerung von Calciumkarbonat handeln kann, sondern daß ein anderes Kalksalz diesem offenbar vorausgeht. Meine Vermutung, daß die Scheibchen der primären Kalkschicht bei Gastropoden aus Calciumphosphat (Dicalciumphosphat, $CaHPO_4$) bestehen, hat sich bei weiterer Untersuchung als richtig erwiesen.

Setzt man zu einigen Kryställchen von ganz reinem Dicalciumphosphat einen Tropfen Kalilauge, so sieht man in kürzester Zeit dieselben charakteristischen hexagonalen Plättchen entstehen, wie sie auch am Schalenrande von Helix sich entwickeln, und zwar genau in der gleichen Weise. Zunächst vereinzelt, bilden sich später bei längerer Einwirkung der Lauge zahlreiche Gruppen von Täfelchen in Form von dicken Büscheln und Bündeln. Bei Zusatz von Wasser nach Abspülen der Lauge mit Alkohol beginnt alsbald dieselbe oben beschriebene Umkrystallisation, und die Plättchen zerfallen unter Bildung rundlicher, stark lichtbrechender Kügelchen, die sich oft zu zweien oder vieren zusammenlegen und semmel- oder hantelförmige Gebilde darstellen. Behandelt man trockenes, krystallisiertes Dicalciumphosphat (das von mir benützte Präparat war von Dr. König u. Co. in Leipzig als Calcium phosphor. puriss. bezogen), statt mit Kalilauge, mit einer gesättigten Lösung von Kaliumkarbonat, so entwickeln sich auch bei stundenlanger Einwirkung niemals jene Krystallformen, ebensowenig bei tagelangem Zusammenbringen mit Ammoniumkarbonat. Dagegen ist wieder die Wirkung von Natronlauge höchst charakteristisch.

Die durchsichtigen Platten des Calciumphosphates nehmen dann fast momentan eine eigentümliche Zeichnung an, indem sich ein gekreuztes Streifensystem entwickelt, welches offenbar durch eine in ganz bestimmten Richtungen erfolgende Ausscheidung kleiner, tafelförmiger Kryställchen in dem ursprünglichen großen Krystall bedingt wird. Außerdem entstehen bei längerer Einwirkung vereinzelt durchsichtige, ziemlich große Krystalle, welche sechseckige Platten oder häufiger oktaëderartige Gebilde mit abgerundeten Kanten und Ecken darstellen. Etwas anders verläuft die Reaktion, wenn die Natronlauge langsamer einwirkt, indem man dem in Wasser eingedeckten Präparat von Dicalciumphosphat seitlich die Lauge zufließen läßt. Es bilden sich dann an Stelle der ursprünglichen Krystallplatten und zum Teil innerhalb derselben, in deutlich sichtbaren Höhlungen, stark lichtbrechende (auch doppeltbrechende) Krystallkörner von meist undeutlich rhombischem Umriß, welche sehr jenen gleichen, die durch Behandlung der hexagonalen, durch Kalilauge erhaltenen Täfelchen mit Wasser entstehen.

Es lag zunächst nicht in meiner Absicht, auf die rein chemische Frage nach der Natur der anscheinend noch nicht näher studierten Verbindungen einzugehen, welche sich unter den erwähnten Umständen bei Behandlung von Dicalciumphosphat mit Alkalilaugen bilden (vergl. hierüber Huppert, Analyse des Harnes, 1898, S. 33, und Lieblein, in Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XX, 1894). Es genügte mir vielmehr, daß es sich hier, wie aus dem Folgenden hervorgeht, um eine mikrochemische Reaktion von außerordentlicher Empfindlichkeit handelt, welche es ermöglicht, noch kleinste Mengen von Calciumphosphat mit aller Sicherheit nachzuweisen.

Ich habe mich selbstverständlich nicht darauf beschränkt, nur auf diesem einen Wege das Vorhandensein von phosphorsaurem Kalk in der jungen Schneckenschale nachzuweisen.

Bringt man ein Stückchen des neugebildeten Schalenrandes oder überhaupt der Schale eines sehr jungen Individuums irgend einer Helix-Art (ebenso verhält sich Lymnaeus) auf einen trockenen Objektträger und fügt ein Tröpfchen einer Lösung von Ammoniummolybdat in Salpetersäure (halbverdünnte Säure in der Hitze mit Ammoniummolybdat gesättigt und filtriert) dazu, so bilden sich schon in der Kälte sehr schöne Krystalle von Ammoniumphosphormolybdat in Form von gelben Körnern verschiedener

Digitized by Google

Größe (vergl. Behrens, Mikrochem. Analyse, S. 112 und 165). Noch leichter läßt sich der reiche Gehalt der jungen neugebildeten Schalensubstanz an Phosphorsäure durch Bildung von Trippelphosphat erweisen. Betupft man das zu untersuchende Schalenstückchen mit Salzsäure oder Essigsäure bis zur völligen Auflösung des Kalkes, bringt dann einen Tropfen ammoniakalischer Lösung von Ammoniumchlorid dazu und verbindet nun ein daneben gesetztes Tröpfchen einer Magnesiumsulfatlösung durch eine Straße mit jenem, so bilden sich fast sofort (oder bei erheblicher Verdünnung nach einiger Zeit) Krystalle von Trippelphosphat. Bei großem Ueberschuß von NH_3 entstehen büschelige Aggregate oder einzelne schmale, prismatische Krystalle (vergl. Haushofer, Mikroskopische Reaktionen, Braunschweig 1885).

Ich habe natürlich auch junge Prismenanlagen von Anodonta in gleicher Weise auf ihre chemische Natur geprüft und fand meiner Erwartung entsprechend, daß auch hier der Hauptsache nach zunächst phosphorsaurer Kalk abgelagert wird, dem sich erst im weiteren Verlauf der Entwickelung Calciumkarbonat beigesellt.

Es besteht somit keinerlei Zweifel, die zuerst abgelagerten Kalkgebilde der jungen Schale bestehen nicht aus kohlensaurem, sondern aus phosphorsaurem Kalk, und zwar, wie es scheint, fast nur aus solchem. Erst ganz allmählich beginnt zunächst spärlich, dann immer reichlicher die Ablagerung von Calciumkarbonat, womit das Auftreten von Doppelbrechung durchaus Hand in Hand geht. Man hat daher in der Untersuchung im polarisierten Lichte ein sehr bequemes Mittel, um den Zeitpunkt bezw. den Ort des Erstauftretens von kohlensaurem Kalk zu bestimmen.

Sehr eigentümlich verhält sich in dieser Beziehung die embryonale Helixschale. Schon bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte fällt auf, daß die ganze Fläche einschließlich des äußersten Randes mit stark lichtbrechenden, unregelmäßig geformten Körperchen von sehr verschiedener Größe übersäet ist, welche über und zwischen den Plättchen aus Calciumphosphat liegen und im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes hell aufleuchten. Sie lösen sich bei Zusatz einer Säure unter Gasentwickelung und bestehen daher sicher aus kohlensaurem Kalk. Es wurde schon oben erwähnt, daß sich in einiger Entfernung vom Rande über die Phosphatplättchen eine Schicht feinfaserigen Kalkes ablagert, wo-

Digitized by Google

durch die Innenfläche der Schale ein äußerst zartstreifiges Aussehen gewinnt. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man diese „Faserschicht" zunächst nur ganz blaß aufleuchten; weiterhin wird die Doppelbrechung und damit die Helligkeit stärker, und man erkennt nun auch ganz deutlich, wie sich allmählich aus der zunächst ziemlich gleichförmigen, matt schimmernden Fasermasse jene für die äußere Schalenlage von Helix so charakteristischen Stalaktitenformen differenzieren. Etwas verschieden gestaltet sich die Entwickelung derselben am wachsenden Schalenrande älterer Schnecken.

Das, was unter diesen Umständen in erster Linie auffällt, ist die Thatsache, daß das Calciumkarbonat von einer bestimmten Zone des Schalenrandes ab nicht gleichmäßig, sondern diesem parallel in Streifen abgelagert wird, deren wechselnder Gehalt an kohlensaurem Kalk sich außerordentlich scharf durch die verschiedene Helligkeit zwischen gekreuzten Nicols verrät (Fig. 18).

In Bezug auf die Form der neuentstehenden anisotropen Kalkgebilde ist zu erwähnen, daß die oft betonte Aehnlichkeit mit Stalaktiten schon gleich im ersten Beginn der Bildung deutlich hervortritt, nur sind dieselben anfangs sehr klein und nur mit starken Systemen erkennbar. Jede folgende, im dunklen Gesichtsfelde leuchtende Zone zeigt sie dann weiter entwickelt, länger, reicher verzweigt und zugleich stärker doppeltbrechend.

Häufig finden sich neben den regulären Stalaktitenanlagen am jungen wachsenden Schalenrand auch kleine, im polarisierten Lichte leicht als solche erkennbare Sphäriten, entweder vereinzelt oder gruppenweise vereint. Namentlich dann, wenn während des „Bauens" Störungen des Tieres eintreten, die vielleicht sogar zur Lösung des Mantelwulstes vom Schalenrande führten, bilden sich nachher immer Sphäriten in größerer Zahl.

Wenn man die mitgeteilten Erfahrungen über das normale Wachsen der Schale vom Mantelrande aus zusammenfaßt, so ergiebt sich als wichtigstes Resultat die streng gesetzmäßige Aufeinanderfolge chemisch und physikalisch verschiedener Zonen in der Richtung vom Rande nach hinten, gerade wie dies in nicht minder scharf ausgeprägter Weise bei den Lamellibranchiern der Fall ist. Es scheint hier in beiden Fällen kaum eine andere Erklärung denkbar als die, daß in derselben Richtung funktionell

Digitized by Google

verschiedene Zonen des Mantelepithels vorhanden sind, als deren Produkt jene Schalenabschnitte anzusehen wären. Für Helix verdanken wir Longe und Mer einige Angaben über den Bau des Mantelrandes (Compt. rend., Tome XC, 1880, p. 883) und die Beziehungen verschiedener Teile desselben zu verschiedenen Schalenschichten.

Später (1892) hat dann Moynier de Villepoix eine sehr genaue Beschreibung der Epithelformationen am Mantelrande von Helix aspersa geliefert und die genetischen Beziehungen derselben zu bestimmten Zonen des wachsenden Schalenrandes in durchaus zutreffender Weise geschildert. Indem ich bezüglich der Details auf die mehrfach citirte ausgezeichnete Arbeit verweise, sei nur unter Hinweis auf die Moynier's Abhandlung entlehnte Fig. 36 bemerkt, daß das Periostracum ähnlich wie bei den Lamellibranchiern in einer spaltförmigen tiefen Einsenkung des Mantelrandes entspringt, deren Epithelauskleidung die organische Substanz der Cuticula secerniert.

Vom Rande der oberen Lippe dieser den ganzen Mantelrand umziehenden Spalte erstreckt sich nach rückwärts ein dickes Polster sehr in die Länge gezogener, flaschenförmiger Zellen von durchaus drüsigem Charakter, deren Gesamtheit den gelblich-weißen Randwulst des Mantels bildet („bandelette palléale" Moynier). Das Plasma des Zellkörpers ist durchsetzt von zahlreichen, ziemlich groben Granulationen, welche in Essigsäure ohne Gasentwickelung löslich sind; bei Zusatz von Ammoniumoxalat entstehen charakteristische Oktaëder von Kalkoxalat. Moynier ist daher der Meinung, daß es vorzugsweise diese Zellen sind, welche die Kalkablagerung vermitteln.

Die Struktur der neugebildeten Schalensubstanz hat Moynier nicht näher untersucht. Er erwähnt das Festhaften des Periostracums in jener Spalte des Mantelrandes und spricht von einer Auflagerung krystallinischer Kalkplatten an der Innenseite der etwas älteren Partien des Periostracums. („En arrachant avec précaution le bord de la coquille, on voit que l'extrémité de la mince membrane du périostracum est enclavée dans une fine gouttière qui règne tout le long du collier et avec laquelle elle ne contracte aucune adhérence. Une préparation dans la glycérine de la jeune coquille ainsi detachée et examinée, la face interne en-dessus, sous un faible grossissement, présente l'aspect suivant: La partie la plus mince qui forme le bord enclavé dans la gout-

tière palléale est constituée par une très fine membrane anhiste; mais dans la région attenant à la coquille de l'année précédente, se dessine un réseau de lignes noires, tantôt lâche, tantôt serré. Ce ne sont que des lignes de séparation de plaques cristallines calcaires comme le démontrent l'action des acides faibles et l'examen dans la lumière polarisée.") Das gesamte Mantelepithel jenseits des Randwulstes beteiligt sich dann an der Bildung der der Perlmutterschicht entsprechenden inneren Kalklage (Blätterschicht).

Der Auffassung von Longe und Mer gegenüber, welche das Periostracum als ein Drüsensekret betrachten, muß betont werden, daß der unverkalkte Rand jedes in normaler Weise neugebildeten Schalenteiles, wie oben schon erwähnt wurde, eine ganz deutliche polygonale Felderzeichnung erkennen läßt, die an geeigneten Präparaten noch weithin unter der Kalkschicht sichtbar ist und auch nach Entkalkung an der jugendlichen Cuticula überall hervortritt. Daß es sich hier um ein seinem Wesen und seiner Entstehung nach ganz analoges Strukturverhältnis handelt, wie in zahllosen Fällen bei der aus Chitin bestehenden Cuticula der Arthropoden, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Jedes Feldchen stellt den Abdruck einer Zelle dar, und der zugehörige Flächenbezirk der Cuticularmembran ist als das erstarrte Sekret einer solchen aufzufassen. So läßt es sich auch leicht verstehen, warum gerade während der Zeit des Schalenwachstums der Mantelrand mit der neugebildeten Cuticula verhältnismäßig fest zusammenhängt, so daß es eines viel stärkeren Reizes bedarf, um eine Lösung und Zurückziehung derselben zu bewirken, als es sonst der Fall ist. Was nun aber die erste Ablagerung von Kalk betrifft, so scheinen Longe und Mer zu glauben, daß die rundlichen Scheibchen, welche, wie gezeigt wurde, aus Calciumphosphat bestehen und nicht weit vom Rande eine zusammenhängende Schicht bilden, fertig gebildet in gewissen Zellen des Mantelrandes (in dem „organ épithélial") liegen und dann an die Innenfläche der Cuticula ausgeschieden werden. Ich habe mich davon in keiner Weise überzeugen können und glaube vielmehr, daß jene Scheibchen erst nachträglich aus einem flüssigen Sekret entstehen oder, wenn man will, auskrystallisieren, welches in bestimmter Zusammensetzung von gewissen Epithelien des Mantelrandes geliefert wird, die räumlich von jenen gesondert liegen, deren Funktion die Bildung

Digitized by Google

der rein organischen Cuticula (des Periostracums) ist. Die Verteilung der erstgebildeten Scheibchen an der Innenfläche dieser letzteren scheint dafür zu sprechen, daß jedem Scheibchen eine bestimmte Zelle entspricht, als deren Produkt jenes zu betrachten wäre. Indessen lassen sich hier, wie auch bei der in ganz ähnlicher Weise vor sich gehenden Bildung der jungen Prismenanlagen der Lamellibranchierschale, gewichtige Einwände erheben. Zunächst vergrößern sich die Scheibchen weiterhin sehr bedeutend in allen Dimensionen und zwar nicht gleichmäßig, sondern so, daß ziemlich unregelmäßig begrenzte Plättchen oder drusige und warzenförmige Gebilde daraus hervorgehen. Wir sehen aber bei echten Cuticularbildungen stets eine gewisse Uebereinstimmung der Form zwischen der Zelle oder Zellgruppe und dem von ihr erzeugten Produkt. Dies gilt nicht nur in dem Falle, wenn das cuticulare Gebilde dauernd mit den zugehörigen Zellen in Verbindung bleibt, sondern ebenso auch dann, wenn später eine völlige Trennung erfolgt. Für diesen letzteren Fall sei hier nur an die Bildungsgeschichte der Radula der Schneckenzunge mit ihren höchst kompliziert gebauten Zähnchen erinnert. In Bezug auf die Prismen der Lamellibranchierschale war es namentlich ihre regelmäßige polygonale Form, welche schon die ersten Beobachter zu der Annahme einer „Zellenstruktur" veranlaßte. Es stellte sich aber bald heraus, daß es sich hier nur um die Folge gegenseitiger Abplattung von Kalkgebilden handelt, welche außerhalb der sehr kleinen Zellen durch Apposition neuer sich angliedernder Substanzteilchen wachsen und sich schließlich zu Körpern entwickeln, deren Größe in gar keinem Verhältnis zu den offenbar nur gelöstes Material liefernden Epithelzellen steht. Ein ebensolches Mißverhältnis besteht aber auch zwischen den primär abgelagerten Phosphatplättchen der embryonalen Helix-Schale und den ihre Bildung unzweifelhaft vermittelnden Mantelepithelien. Will man also nicht bestimmte größere Gruppen von Zellen als jedem einzelnen Plättchen zugeordnet annehmen — und auch dagegen spricht die unregelmäßige Form der Kalkgebilde — so bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, daß dieselben sich aus einem von den Zellen ausgeschiedenen Sekret nachträglich durch eine Art von Krystallisationsprozeß gebildet haben.

Wollte man aber trotz alledem die kleinen Phosphatplättchen des wachsenden Schalenrandes ihrer Form und Anordnung nach als bestimmt durch die unterliegenden Zellen des Mantel-

Digitized by Google

randes ansehen, so könnte man dies vielleicht noch für die allerersten Entwickelungsstadien zugeben, sicher aber nicht mehr für die später wahrscheinlich auf Kosten ihrer Substanz entstehenden stalaktitenförmigen Gebilde, sowie für die fibrillär gebauten Platten der Blätterschichten in der Schale von Helix sowie der meisten anderen Gastropoden.

So sicher es daher feststeht, daß die organische Grundmembran, die spätere Cuticula der Schale, bei Helix eine durch die absondernde Zellschicht in allen Einzelheiten geformte echte und typische Cuticularbildung darstellt, so wenig kann solches bezüglich der späteren Kalkauflagerungen als bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gelten.

Die eben entwickelte Anschauung wird, wie mir scheint, noch wesentlich gestützt, wenn man die wahrscheinliche Bedeutung gewisser schon früher erwähnter Strukturverhältnisse des jungen, rein cuticularen Schalenrandes berücksichtigt. Es wurde gezeigt, daß derselbe in sehr regelmäßiger Weise längsgefaltet ist und daß innerhalb der so gebildeten nach innen offenen Hohlrinnen sich eigentümliche Faserstränge entwickeln, welche Zügen von fibrillärem Bindegewebe täuschend ähnlich sehen und Tinktionsflüssigkeiten vom Rande her weit hinauf zwischen Kalkschicht (Stalaktitenschicht) und Cuticula zu leiten vermögen. In anderer Weise läßt sich wenigstens das Auftreten sehr regelmäßiger, gefärbter, die Fortsetzung jener Randfalten bildender Längsstreifen auch innerhalb des schon verkalkten Teiles des neugebildeten Schalenrandes nicht wohl erklären. Weder von außen durch die Cuticula, noch von innen her durch die ununterbrochene Kalkschicht ist ein Vordringen der Tinktionsflüssigkeit bis zu den zwischen beiden liegenden Fasersträngen möglich; wohl aber kann dies vom Rande her durch Kapillarität geschehen.

Vergleicht man ein Stück ausgebildeter Schale von Helix pomatia mit schon völlig entwickelter Innenschicht (Blätterschicht) und andererseits ein Stück älterer, in früheren Jahren gebildeter Schalensubstanz, so fällt die sehr verschiedene Dicke beider Bruchstücke auf den ersten Blick auf. Der Unterschied ist nicht allein darauf zu beziehen, daß die innere farblose Blätterschicht im ersteren Falle noch weniger mächtig ist, sondern es ist auch die äußere Stalaktitenschicht in älteren Abschnitten des Gehäuses sehr merklich dicker als in dem ein-

jährigen neugebildeten Teil. Es muß daher die Möglichkeit einer Substanzzunahme der Außenschicht auch noch nach Ausbildung einer kontinuierlichen Lage der inneren Blätterschicht gegeben sein, d. h. also unabhängig von einer direkten Berührung mit dem Mantelepithel. Ich bin nun der Meinung, daß dies in der Weise geschieht, daß ein von Epithelzellen des Mantelrandes geliefertes Sekret von entsprechender Zusammensetzung durch Vermittelung jener Faserstränge verhältnismäßig weit hinaufgeleitet wird, sich zwischen Cuticula und Stalaktitenschicht kapillar ausbreitet und auf diese Weise eine Zeit lang neues Material zur Vergrößerung resp. Vermehrung der betreffenden Kalkgebilde liefert.

B. Die Regeneration der Schale bei Helix.

Wenn man die zuletzt besprochene Auffassung für berechtigt hält, so möchte es scheinen, als sei damit die alte, in neuerer Zeit hauptsächlich von Nathusius von Königsborn und F. Müller verteidigte Lehre von einem Wachstum der Molluskenschalen durch „Intussusception" wieder in ihre Rechte eingesetzt; indessen sieht man leicht, daß dies doch nur in einem sehr beschränkten Sinne der Fall sein würde. Im Grunde handelt es sich ja gar nicht um eine Einlagerung neuer Substanzteilchen in die Schale, nicht um ein „inneres Wachstum" derselben, sondern thatsächlich nur um eine Dickenzunahme durch Apposition, wobei der Vorgang sich hier an der äußeren Seite der Kalkschichten in genau derselben Weise unter Vermittelung eines von bestimmten Zellen gelieferten Sekretes abspielt, wie es sonst an der Innenfläche geschieht. Man kann sogar sagen, daß, wenn sich das Dickenwachstum der jungen neugebildeten Schale wirklich von beiden Seiten her vollzieht, die Sekretionstheorie nur um so fester begründet sein würde.

Alles, was bisher über die Bildung der Kalkschichten bei normalem Wachsen der Helix-Schale mitgeteilt wurde, bezieht sich fast ausschließlich auf die äußerste Lage der Stalaktitenschicht, die am Schalenrande der Beobachtung von ihren ersten Anfängen ohne weiteres zugänglich ist.

Viel schwieriger läßt sich schon die Entstehung der nächstfolgenden, etwas weiter vom Rande entfernt beginnenden inneren Stalaktitenlage verfolgen, da ihre ersten Anfänge nur undeutlich

Digitized by Google

zu erkennen sind, indem die äußere Stalaktitenschicht mit ihren dem Windungsverlauf des Gehäuses parallelen Elementen bei Betrachtung von außen her darüber, anderenfalls aber darunter liegt. Man sieht nur, daß die fertig entwickelten Stalaktiten, deren Richtung die der primär angelegten ziemlich rechtwinklig kreuzt, wie diese aus sehr kleinen, zunächst rundlichen Scheibchen hervorgehen, welche sich bald in der entsprechenden Richtung strecken und dann immer mehr in die Länge wachsen. Viel besser als bei Helix läßt sich diese zunehmende Vergrößerung und Streckung ursprünglich rundlicher Kalkgebilde an der inneren Schicht einer jungen Lymnaeus-Schale beobachten (Fig. 35). Hier sind die einzelnen Elemente wie die Steine eines Geduldspieles zackig ineinander gefügt, und man kann mit einem Blick die ganze Reihenfolge der Entwickelung überschauen, wobei wieder die allererste Anlage von absondernden Zellen direkt beeinflußt wird, während das weitere Wachstum und die schließliche Ausgestaltung zu langgestreckten, verzweigten Kalkkörpern zweifellos als ein Vorgang anzusehen ist, der im Wachsen von Krystallen seine nächste Analogie findet. Ich hoffte, gerade über die Bildung der noch ungleich größeren, sonst aber gleich geformten Strukturelemente der inneren Blätterschichten bei Helix durch ein genaueres Studium der Regeneration von Schalensubstanz an verletzten Stellen Aufschluß zu erhalten, und bin hierbei auf eine Reihe von Thatsachen gestoßen, die, wie ich glaube, für die ganze Auffassung des Prozesses der Schalenbildung nicht ohne Bedeutung sind.

Bekanntlich hat schon Réaumur (1709) solche Regenerationsversuche angestellt. Er brach aus der Schale von Helix-Arten kleine Stücke heraus und legte an diesen Stellen Läppchen feinen Leders auf das Tier: neue Schalensubstanz bildete sich unter diesen Läppchen, also zwischen ihnen und der Mantelfläche des Tieres und konnte daher weder von außen hinzugetreten, noch auch durch ein Wachstum der alten Schale erzeugt sein. Hierauf gestützt, faßte Réaumur die Schale als eine Exkretion der Mantelfläche, besonders des Mantelrandes auf, die, einmal gebildet, wie ein toter, unorganisierter Körper auf dem Tiere liegt. Eine genauere histologische Untersuchung solcher regenerierter Schalenteile fehlte bis auf die allerneueste Zeit gänzlich und sind eigentlich nur die Angaben von Moynier de Villepoix (1892) über Schalenregeneration bei Anodonta und bei Helix aspersa zu nennen, auf die ich im folgenden noch wiederholt zurückkommen werde.

Eine 1898 erschienene Arbeit von G. Paravicini (Note sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni Gasteropodi, in: Atti d. Soc. ital. d. Sc. nat., V. 38) war ich leider ebensowenig in der Lage einsehen zu können, wie Stempell, der dieselbe in seiner verdienstvollen Litteraturübersicht (Biol. Centralbl., Bd XX, 1900, S. 741) citiert.

Bricht man bei einer ausgewachsenen Helix pomatia im Frühsommer zur Zeit der energischesten Lebensthätigkeit in einiger Entfernung vom Rande ein Stück der Schale aus, so bedeckt sich schon nach wenigen Stunden die bloßliegende Manteloberfläche mit einem zunächst ganz zarten und weichen Häutchen, welches jeder Form- und Lageveränderung des Mantels folgt und nur ganz lose aufliegt. Entfernt man es möglichst sorgsam und entfaltet es nach Thunlichkeit in Wasser, so überzeugt man sich sofort schon bei schwacher Vergrößerung, daß das Häutchen, welches außerordentlich leicht einreißt, nicht bloß aus organischer Substanz besteht, sondern Kalkkörperchen teils einzeln, teils in Gruppen vereint in großer Zahl eingelagert enthält. Dieselben zeigen außerordentlich verschiedene Form und Größe, charakterisieren sich aber in ihrer Gesamtheit als Sphäriten. Um das erste Auftreten dieser im wesentlichen aus Calciumkarbonat bestehenden Gebilde genauer untersuchen zu können, empfiehlt es sich, ihre Bildung nicht an der freien Manteloberfläche, sondern an der Innenfläche eines über die Schalenlücke gedeckten Glasplättchens geschehen zu lassen. Ich benutzte in der Regel konvex gekrümmte, ganz dünne Lamellen, wie sie durch Zerblasen einer ganz dünnen Glaskugel leicht gewonnen werden. Die Ränder lassen sich ohne Schwierigkeit an der Außenfläche der Schale luftdicht ankitten, so daß ein durchsichtiger künstlicher Verschluß der Schalenlücke gebildet wird, an dessen Innenfläche nun die Kalkablagerung stattfindet. Beim späteren Abheben des Glasplättchens löst sich zwar zum Teil die Kalkdecke, gerade die jüngsten Partien haften aber so fest, daß sie in völlig normaler Lage fixiert werden können. An solchen Stellen sieht das Glasplättchen wie behaucht aus; bei stärkerer Vergrößerung erkennt man am äußersten Rande einer solchen Sphäritenkolonie winzige, an der Grenze der Sichtbarkeit stehende rundliche oder längliche Körperchen, die dann allmählich zu spitzweckigen Formen auswachsen. Ich habe unter den ersten Entwickelungsstadien kaum jemals kreisrunde (scheibenförmige oder kugelige) Sphäriten gefunden. Auch wenn die Kalkkörper schon eine ziemlich beträcht-

liche Größe erreicht haben, zeigen sie noch immer die Form von Doppelsemmeln, in der Mitte etwas eingeschnürt, an beiden Enden stumpf abgerundet. Indem dann schließlich die mediane Einschnürung tiefer einschneidet, die beiden Hälften aber sich immer mehr verbreitern und fächerartig entfalten, entstehen schließlich Formen, wie sie in Fig. 36 dargestellt sind, welche ihre Sphäritennatur durch eine zarte radiäre Streifung schon im gewöhnlichen Lichte verraten.

Untersucht man im polarisierten Lichte zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen alle die genannten Körperchen hellleuchtend auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen einen Winkel von 45° bildet.

Indem sich zwischen und über den zuerst gebildeten sphäritischen Körperchen später immer neue entwickeln, entsteht schließlich eine völlig zusammenhängende Kalkschicht, in welcher zahllose kleine Sphäriten ganz regellos durcheinander liegen, als selbständige Individuen noch leicht erkennbar. Zwischen gekreuzten Nicols wird der Anschein einer gewissen Regelmäßigkeit der Gruppierung dadurch hervorgerufen, daß bei jeder Lage des Präparates immer nur diejenigen Körperchen leuchtend hervortreten, deren lange Achsen entweder nach der einen oder anderen Seite unter einem Winkel von 45° geneigt sind.

Es entsteht auf diese Weise der Eindruck eines netzartigen Gefüges von rechtwinklig zu einander gelagerten Sphäriten.

Bricht man bei einer „bauenden" Helix pomatia ein Stück des Schalenrandes heraus oder löst man den ganzen neugebildeten Rand ab, so erfolgt ebenfalls zunächst eine sozusagen irreguläre Ablagerung von Kalkkarbonat in Form von sehr verschieden gestalteten kleinen und kleinsten Sphäriten. Dieselben sind häufig ganz regelmäßig kreisrund und liegen an manchen Stellen so dicht beisammen, daß sie eine fast geschlossene Schicht bilden. Im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes bieten solche Partien ein wunderbar zierliches Bild dar, wie es in Fig. 37 wiederzugeben versucht wurde. Viel häufiger entstehen dadurch, daß die einzelnen Sphäriten sich durch gegenseitige Berührung in ihrer Formentwickelung beeinflussen, mannigfach deformierte Kalkgebilde, die aber ihren sphäritischen Charakter noch ganz unverkennbar durch vielfach verzerrte und lückenhafte Kreuzfiguren bei Untersuchung im polarisierten Lichte verraten. Oft sieht eine solche neugebildete Kalkschicht aus wie ein Trümmer-

Digitized by Google

feld zahlloser, wirr durcheinander geworfener kleiner Kalkscherben von ganz unregelmäßiger Gestalt. Die Größe derselben wechselt innerhalb außerordentlich weiter Grenzen. Während an solchen Stellen (deren kompliziertes Gefüge läßt sich durch die Zeichnung kaum wiedergeben) die Verschiedenheit der feineren Struktur der neuen Kalkschicht von jener der normal gebildeten primären Stalaktitenlage auf den ersten Blick hervortritt, hat man es an anderen Stellen desselben Präparates unzweifelhaft mit solchen normalen Kalkgebilden zu thun. Ob das eine oder das andere der Fall ist, hängt offenbar in erster Linie davon ab, welcher Teil des Mantelrandes bei der Bildung der betreffenden Schalenpartie beteiligt war. Stets erfolgt, wenn es sich um eine Ausbesserung des Gehäuserandes handelt, bei welcher naturgemäß der Mantelwulst die wesentlichste Rolle spielt, nicht nur eine Neubildung der Kalkschicht, sondern vor allem auch eine solche des Periostracums, an dessen Innenfläche jene erst abgelagert wird.

Untersucht man eine etwas ältere Kalkschicht, wie sie sich im Verlauf von etwa 2—4 Tagen als schon ziemlich feste Decke über einer Bruchöffnung der Schale bildet, so findet man dieselbe nicht in allen Fällen gleich gebaut. Es richtet sich das Aussehen der äußersten Lage im wesentlichen danach, ob das Tier während der Bildung der jungen Kalkschicht ruhig und ungestört blieb oder ob durch heftigere Bewegungen der Manteloberfläche wiederholte Knickungen und Brüche mit immer neuen Ausbesserungen erfolgten. In diesem Falle macht das ganze Gefüge an der Oberfläche den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens von Kalkschollen verschiedenster Größe und Gestalt, die bisweilen eine deutlich krystallinisch-plattige Struktur erkennen lassen und an vielen Stellen von großen, vereinzelten oder gruppenweise zusammenliegenden Sphäriten unterbrochen werden. Bei möglichst ungestörter Ruhe des „bauenden“ Tieres bildet sich dann regelmäßig eine vollkommen zusammenhängende Lage von zum Teil sehr großen Sphäriten, von denen meist jedes einzelne Individuum einen dunkleren, oft gelblich gefärbten Kern zeigt, um den sich schalenförmig konzentrische Schichten lagern. Solange die aus zahllosen radiär angeordneten Kalknadeln bestehenden Sphäriten noch isoliert liegen und verhältnismäßig dünne, kreisrunde Scheiben darstellen, zeigen sie im dunklen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes oft prachtvolle Farbenringe, durchsetzt von dem charakteristischen

gleicharmigen dunklen Kreuz. Später bei fortschreitendem Dickenwachstum sieht man außer diesem letzteren nur noch ein System schwarzer Ringe, welche der konzentrischen Schichtung entsprechen.

Wie sich bei der Entwickelung der Prismenschicht der Lamellibranchierschalen die zuerst angelegten kreisrunden Sphäriten in der Folge durch gegenseitigen Druck polygonal abplatten, so geschieht es auch innerhalb der bei der Schalenregeneration gebildeten oberflächlichen Sphäritenschicht, nur sind die einzelnen Elemente hier ungleich größer als in jenem Falle (Fig. 37, 37a).

Es entsteht auf diese Weise durch dichte Aneinanderlagerung und gegenseitige Abplattung großer, wie Mauersteine zusammengefügter sphäritischer, d. h. radiärfaseriger Kalkkörper ein verhältnismäßig sehr fester, wenngleich zunächst nur aus einer Schicht bestehender Verschluß der Schalenlücke, unter dessen Schutz sich nun sehr merkwürdige Vorgänge abspielen, die schließlich zur Wiederherstellung einer ganz normalen Innenschicht des verletzten Gehäuses führen.

Ehe ich auf die nähere Schilderung derselben eingehe, seien in aller Kürze die bisher vorliegenden Angaben über Regenerationsversuche an Gastropodengehäusen (Helix) erwähnt. Dieselben stimmen bezüglich der primären Entstehung einer sphäritisch gebauten Deckschicht mit meinen eigenen Beobachtungen vollkommen überein. In ausgedehnterem Maße sind solche Versuche in neuerer Zeit nur von Moynier de Villepoix angestellt worden und zwar hauptsächlich an H. aspersa. Wenn er ein Schalenstückchen ausbrach, so fand er die bloßliegende Manteloberfläche nach etwa 24 Stunden bedeckt mit einem Häutchen „une membrane blanchâtre, dont la surface interne se montre couverte d'une grand quantité de cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux. . . . Aussitôt après l'ablation du test, la partie dénudée du manteau, d'abord mate, devient en quelques minutes luisante et comme lubrifiée et, au bout de très peu de temps, il est possible d'en enlever une pellicule organique extrêmement mince qu'on ne peut étaler qu'en la faisant flotter dans une liquide. Cette pellicule est couverte de cristaux rhomboédriques entremêlés de globules sphériques et elliptiques. A la lumière polarisée les uns comme les autres demeurent brillants après l'extinction et prennent de teintes irisées. Sous un grossissement considérable les globules présentent nettement la structure des sphéro-cristaux." Die organische Grundlage der neugebildeten Kalkschicht fand Moynier

Digitized by Google

so zart, daß sie überhaupt nur durch Tinktionsmittel sichtbar zu machen war. Die Bildung eines solchen, mit kleinen Sphäriten besäeten Häutchens begann bei H. aspersa schon 50—60 Minuten nach Bloßlegen der Manteloberfläche. Wesentlich langsamer vollzieht sich der Vorgang bei H. pomatia, auch scheint hier die Bildung regelmäßiger rhomboëdrischer Kalkkrystalle viel seltener zu sein. Moynier vermißte sie gänzlich, und auch mir sind sie nur ein paarmal vorgekommen (Fig. 40). Man darf hieraus wohl auf eine gewisse Verschiedenheit des von den Mantelepithelien gelieferten Sekretes schließen, durch welche offenbar in beiden Fällen auch die Verschiedenheit der Form der Kalkausscheidungen bedingt ist. Später hat dann noch Gräfin Maria v. Linden (17), offenbar ohne Moynier's Arbeiten zu kennen, einige Angaben über Schalenregeneration bei Helix-Arten gemacht. Auch sie beobachtete die rasche Bildung eines Häutchens, „welches jedoch noch wenig Kalk enthielt. Zuerst wurde derselbe in Form von kleinen Körnern an den Bruchrändern und an der Unterseite des Mantels (? B.), wo wenig starke Gefäße verlaufen, abgeschieden. Am 2. Tage war schon der ganze Mantel von einer dicht mit Kalk inkrustierten Haut überdeckt, die über der Pulmonalvene am weichsten war. Eine Cuticula wurde nur von dem vordersten Teile des Mantels abgesondert" (l. c. S. 303). Diese letztere wichtige Thatsache, welche sehr klar zeigt, daß nur bestimmte Zellen des Mantelrandes imstande sind, das organische Bildungsmaterial für das Periostracum zu liefern, wurde auch schon von Moynier de Villepoix beobachtet (l. c. S. 649), und ich habe mich selbst des öfteren davon überzeugt. Niemals wird vom Epithel der Manteloberfläche Cuticularsubstanz mit den Eigenschaften des normalen Periostracums abgeschieden, und es ist daher auch das überaus zarte Häutchen, welches an verletzten Schalenstellen der Sphäritenbildung voraufgeht, keineswegs mit der Cuticula des normalen wachsenden Schalenrandes zu vergleichen.

Aus der bisherigen Schilderung der Struktur einer geflickten, ausgebesserten Schalenstelle bei Helix geht unmittelbar hervor, daß von einer Wiederherstellung normal gebauter Schalensubstanz gar nicht die Rede sein kann, soweit es sich wenigstens um die zuerst abgelagerte oberflächliche Kalkschicht handelt, denn

Digitized by Google

abgesehen von dem Fehlen einer wirklichen Cuticula, kommt es auch niemals zur Bildung jener so außerordentlich charakteristischen gekreuzten Lagen stalaktitenförmiger Kalkkörper, welche normalerweise die äußere Schalenschicht zusammensetzen. Da dies nun andererseits, wie oben gezeigt wurde, bei Ausbesserung des Schalenrandes immer geschieht, so muß man folgerichtig schließen, daß, wie bei den Lamellibranchiern die Bildung des Periostracums und der Prismenschicht eine nur bestimmten Epithelzellen des Mantelrandes ausschließlich zukommende Eigentümlichkeit ist, so auch bei Gastropoden (Heliciden) die Entstehung des organischen Schalenüberzuges und der äußeren, gefärbten Kalkschicht (Stalaktitenlage) eine Funktion specifisch organisierter Epithelzonen des Mantelrandes ist, während der weitaus größte Teil der Manteloberfläche anscheinend nur irregulär gebaute, aus Sphäriten bestehende Kalkschichten zu liefern vermag.

Bezüglich der Bildung der normalen Außenschicht der Helix-Schale (Stalaktiten) sei noch bemerkt, daß ich es auf Grund meiner Untersuchungen für sehr wahrscheinlich halten muß, daß es auch verschiedene Epithelzonen sind, welche einerseits die Ablagerung der primären Phosphatschicht und andererseits die endgiltige Bildung der Stalaktiten aus Calciumkarbonat vermitteln: die erstere Funktion bin ich geneigt, den langen, flaschenförmigen Epithelzellen des eigentlichen Randwulstes („bandelette palléale" Moynier) zuzuschreiben, während die angrenzenden Partien des Mantelepithels das Material für die Stalaktitenbildung zu liefern scheinen. Dafür spricht insbesondere der Umstand, daß die Pigmentierung der Schale bei Helix-Arten nur in der äußeren Kalkschicht lokalisiert erscheint, nachweislich von Epithelien des Mantelrandes (nicht des Mantelwulstes) bedingt wird. So war es schon Leydig bekannt, daß die Bänderung der Schale von H. nemoralis auf der Oberfläche des Mantels in der Umgebung des Schalenrandes sozusagen vorgezeichnet ist in Form dunkel pigmentierter Epithelstreifen, welche sich ganz scharf von der Umgebung abheben.

Wie bei den Lamellibranchiern der innere Perlmutterüberzug als ein Absonderungsprodukt fast des gesamten Mantelepithels jenseits der prismenbildenden Randzone zu betrachten ist,

Digitized by Google

so liegt es nahe, auch die farblose, innere Blätterschicht des Heliciden-Gehäuses als ein Erzeugnis des Mantelepithels aufzufassen. Die Sphäritenmosaik einer ausgebesserten Bruchstelle würde dann allerdings nur als ein sozusagen pathologisches Produkt anzusehen sein, und man durfte erwarten, daß unter günstigeren Bedingungen sich vielleicht die Struktur der neugebildeten Kalkschicht mehr jener der normalen Innenschicht nähern würde. Ich habe mir anfangs alle erdenkliche Mühe gegeben, durch Herstellung eines möglichst passenden Verschlusses der Bruchöffnung aus Glas oder Celloïdin das gewünschte Ziel zu erreichen. Doch glückte es unter keinen Umständen, die Entstehung einer primären Sphäritenschicht zu verhindern. Erst als ich mich der Untersuchung älterer geflickter Schalenstellen zuwandte, zeigte sich gleich im ersten Falle an einem seit 3 Wochen neugebildeten Stück eine vollkommen normal entwickelte Innenschicht mit der charakteristischen Bänderzeichnung in der Flächenansicht. Die innere Oberfläche des Gehäuses war an der ausgebesserten Stelle spiegelglatt und glänzend, wie es auch sonst an frischen Schalen der Fall ist, und keine Natlinie bezeichnet hier auch nur andeutungsweise die Grenze zwischen der alten Schale und dem neu eingesetzten Stück. Dagegen hob sich an der Außenseite des Gehäuses die geflickte Stelle durch Farbe und Oberflächenbeschaffenheit auf das allerschärfste von der Umgebung ab.

Ich habe in der Folge oft Gelegenheit gehabt, diese Beobachtung zu bestätigen, und darf es als eine völlig sichere Thatsache bezeichnen, daß unter dem Schutze der in jedem Falle an einer verletzten Stelle zunächst gebildeten sphäritisch gebauten Deckschicht schließlich eine innere Kalklage von ganz normaler Struktur abgesetzt wird (Blätterschicht). Es erfolgt dies jedoch nicht unvermittelt, sondern ganz allmählich unter langsamer Umbildung von ebenfalls sphäritisch gebauten Kalkkörpern, welche sich in geschlossener Schicht und regelmäßiger Anordnung unter der primären Sphäritenlage und mit dieser in Zusammenhang bilden.

Die ersten Anfänge machen sich schon früh bemerkbar zu einer Zeit, wo die Kalkdecke der Bruchöffnung noch so dünn ist, daß sie ohne weitere Vorbereitung im durchfallenden Lichte untersucht werden kann. Man erhält dann namentlich bei Betrachtung

Digitized by Google

von innen her ein Bild, welches auf den ersten Blick an die mit Schuppen bedeckte Fläche eines Schmetterlingsflügels erinnert. Dachziegelartig sich deckend, liegen durchsichtige, farblose Kalkgebilde in einer Ebene ausgebreitet nebeneinander, jedes einzelne in der Flächenansicht unregelmäßig schuppenförmig gestaltet, ziemlich in die Länge gestreckt und an dem einen Ende wie zerschlitzt in verschieden lange Zipfel und Spitzen ausgezogen. Wie in den Stalaktitenschichten der normalen Schale liegen alle einzelnen Kalkschüppchen, die gewissermaßen riesig vergrößerten Stalaktiten gleichen, gleichgerichtet und bilden so offenbar ein nach Bau und Entstehung zusammengehöriges System von Kalkkörpern, über deren merkwürdige Struktur die Untersuchung im polarisierten Lichte weiteren Aufschluß giebt. Um diese jedoch mit Aussicht auf Erfolg vornehmen zu können, muß vor allem die oberflächliche Sphäritenschicht entfernt werden, was entweder durch Schleifen oder besser noch durch vorsichtige Säureätzung in der oben angegebenen Weise geschieht. Handelt es sich um mehrere Wochen alte feste Gehäusereparaturen, so kann man Feile und Schleifstein ohne weiteres benützen, während jüngere Stücke allzu leicht brechen, so daß nur Aetzung zum Ziele führt. Ersterenfalls muß man sowohl von der Außen- wie von der Innenseite her anschleifen, da die beschriebene Schuppenschicht später nicht mehr freiliegt, sondern auch an der Innenfläche von einer etwas anders gebauten Kalklage überdeckt wird.

Gelungene Präparate bieten dann schon im gewöhnlichen Lichte ein außerordentlich zierliches Bild, wie es in Fig. 38a wiederzugeben versucht wurde; dessen Schönheit steigert sich aber noch wesentlich, wenn man zwischen gekreuzten Nicols untersucht. Es treten dann eine Reihe von höchst merkwürdigen Strukturverhältnissen hervor, deren Deutung allerdings ziemliche Schwierigkeiten bereitet. Zuvor sei noch erwähnt, daß sich auch im gewöhnlichen auffallenden Lichte die Kalkschüppchen keineswegs gleichartig verhalten. Ganz wie es früher für die normale Innenschicht der Schale von H. pomatia geschildert wurde, heben sich bei einer bestimmten Lage des Präparates unter diesen Umständen immer nur gewisse Elemente bläulich schimmernd vom dunklen Grunde des Gesichtsfeldes ab, während die Zwischenräume dunkel bleiben; umgekehrt werden diese hell, wenn das Präparat um 180° gedreht wird. Da, wie die Untersuchung im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung ergiebt, die Kalk-

Digitized by Google

schuppen eine ausgeprägt fibrilläre Struktur besitzen, so ist das geschilderte Verhalten bei Beleuchtung von oben wohl nur durch eine verschiedene Richtung der Faserung in benachbarten Elementen mit regelmäßiger Abwechselung innerhalb der ganzen Schicht zu erklären. Indessen liegen hier offenbar viel verwickeltere Strukturverhältnisse vor, wie bei der normalen Innenschicht der Helix-Schale.

Stellt man ein solches Präparat im Polarisationsmikroskop, dessen Nicols so orientiert sind, daß der vertikale und horizontale Durchmesser des Objekttisches in je eine Polarisationsebene fällt, derart ein, daß die lange Achse der Kalkschuppen in der einen oder anderen Polarisationsebene liegt, so erscheinen jene zwischen gekreuzten Nicols immer am dunkelsten, während das Maximum der Helligkeit dann eintritt, wenn die Schüppchen unter einem Winkel von 45° geneigt stehen. So wie es sich ersteren Falls nicht um eine völlig gleichmäßige Verdunkelung handelt, so betrifft auch die Aufhellung bei Schräglage nicht die ganze Fläche der Kalkgebilde. Stets bleiben gewisse Partien bei jeder Lage des Präparates tief dunkel und heben sich daher nicht nur von dem mattschimmernden Grunde des möglichst verdunkelten, sondern vor allem auch von der leuchtenden Umgebung des in maximaler Hellstellung befindlichen Präparates scharf ab. Wendet man zunächst nur schwächere Vergrößerungen an (etwa Zeiß A, Oc. 4), so erscheint letzteren Falls fast jedes Schüppchen etwa in der Mitte von einem meist bogig geschwungenen oder zierlich gezackten, breiten und tief schwarzen Querband schräg durchzogen, welches wieder durch einen hellen Streifen in der Mitte geteilt und an beiden Rändern von einer besonders hellleuchtenden Zone begrenzt wird. Die helle Mittellinie ist zwar in der Regel deutlich entwickelt, kann aber auch ganz fehlen (Fig. 39), dagegen finden sich gar nicht selten an der einen oder anderen Seite des dunklen Querbandes (manchmal auch beiderseits) vollständig parallele, abwechselnd helle und dunkle, nach außen hin schmaler werdende Querlinien in oft großer Zahl, so daß man sofort an eine konzentrische Schichtung denkt. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß alle die Teile, welche zwischen gekreuzten Nicols sich durch besondere Dunkelheit auszeichnen, bei Parallelstellung umgekehrt besonders hell erscheinen.

Bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte ist von irgend einer

Strukturverschiedenheit an Stelle der dunklen Querbinden nicht das Geringste zu bemerken, und ich habe an den allerdünnsten Stellen meiner Präparate selbst mit starken Apochromaten keinen merklichen Unterschied der Struktur der Kalksubstanz im Vergleich zur Umgebung finden können. Ueberall erscheint die Masse der Schüppchen äußerst feinstreifig und daher wohl fibrillär gebaut. Die beigegebene Abbildung (Fig. 38b), die das wunderbare Bild, welches ein solches Präparat im Polarisationsmikroskope bietet, in vollendeter Weise wiedergiebt und für deren Ausführung ich unserem vortrefflichen Universitäts-Zeichenlehrer Herrn Giltsch zu besonderem Danke verpflichtet bin, entspricht doch insofern nicht ganz der Wirklichkeit, als die dunklen Querbinden und der Kontur der einzelnen Kalkschüppchen niemals bei derselben Einstellung gleich deutlich hervortreten, man muß vielmehr, wie sich bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen (Zeiß C und D) sofort ergiebt, in der Regel etwas höher einstellen, um die Querbänder, und tiefer, um die Schuppengrenzen deutlich zu sehen. Namentlich auch die vorhin erwähnten konzentrischen Streifensysteme, die übrigens immer nur an nicht allzu dünnen Stellen des Präparates deutlich erkennbar hervortreten, sind nur bei einer gewissen hohen Einstellung gut zu sehen.

Gerade diese letztere Erscheinung erinnert so sehr an die konzentrischen, oft prächtig gefärbten Ringe geschichteter Sphäriten, daß der Gedanke sehr naheliegend erscheint, das geschilderte Verhalten der schuppenförmigen Kalkgebilde im polarisierten Lichte auf eine sphäritische Struktur derselben zu beziehen.

Man wird in dieser Auffassung wesentlich bestärkt, wenn man Präparate untersucht, bei welchen durch Anschleifen der konvex gekrümmten Außenseite einer vor nicht zu kurzer Zeit gebildeten Deckschicht eines Schalendefektes alle Uebergänge zwischen der äußersten Lage polygonal gegeneinander abgeplatteter Sphäriten und der das Centrum des Schliffes einnehmenden isolierten Schuppenlage der Beobachtung zugänglich gemacht sind. Man sieht dann, daß sich beide Grenzschichten nicht unvermittelt berühren, sondern ganz allmählich und ohne scharfe Sonderung ineinander übergehen. Die an der Oberfläche nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelten und daher ursprünglich kreisrunden Sphäriten verdicken sich an der dem Mantel zugekehrten Unterseite mehr und mehr durch Neuauflagerung einer festen, außerordentlich feinfaserigen

Kalkmasse, in welcher jedoch die Richtung der Fibrillen nicht mehr eine regelmäßig radiärstrahlige ist, indem sich an Stelle der runden resp. polygonalen Sphäriten etwas gestreckte, in einer bestimmten Richtung verlängerte, stumpf-kegelförmige Kalkgebilde entwickeln, in denen die Kalkfäserchen, welche sie zusammensetzen, annähernd parallel verlaufen.

Man darf dabei aber nicht an geometrisch regelmäßige Körper denken, vielmehr handelt es sich um ziemlich unregelmäßige Gebilde, die vielfach miteinander zu zackigen Reihen verschmelzen und nur das eine gemeinsam haben, daß sie sämtlich mit ihren langen Achsen gleich gerichtet nebeneinander liegen. Wenn ich für die Struktur der normalen Oberflächenschicht des Helix-Gehäuses den Ausdruck „stalaktitenähnlich" gebrauchte, so erscheint derselbe im vorliegenden Falle noch sehr viel passender und ich wüßte in der That nichts, womit ich das geschilderte mikroskopische Bild besser vergleichen könnte, als den Anblick einer mit zapfenförmigen fast horizontal liegenden Stalaktiten bedeckten Fläche.

Wenn man solche Präparate in größerer Zahl durchmustert, so findet man ziemlich häufig Stellen, wo zwischen gekreuzten Nicols innerhalb der Stalaktitenlage nicht sowohl dunkle Querbinden, sondern ganz unverkennbare Sphäritenkreuze hervortreten, die meist nur etwas verzogen erscheinen (vergl. Fig. 38b).

Jedenfalls begegnet man aber allen möglichen Uebergängen zwischen wohlausgebildeten Sphäritenkreuzen und den oben beschriebenen dunklen, durch eine helle Linie geteilten und oft zackigen Querbinden, so daß ich nicht zweifeln kann, daß auch diese nichts weiter sind als durch die besondere Lage und Struktur bezw. Schliffrichtung der sphäritischen Kalkkörper verzerrte Kreuzfiguren.

Wie außerordentlich verwickelt bisweilen die Struktur einer solchen oft ziemlich mächtigen und sehr harten, immer äußerst feinfaserigen Kalkschicht ist, an deren Innenfläche sich schließlich jene stalaktitischen Gebilde differenzieren, das zeigte mir in überraschendster Weise ein Flachschliff, an dem man auf das deutlichste dicke Bündel überaus zarter Kalkfäserchen sich in den verschiedensten Richtungen über- und durchkreuzen sah, während es an anderen Stellen des Präparates zu förmlichen Wirbelbildungen gekommen war.

Digitized by Google

Aus der bisherigen Darstellung ersieht man schon, daß es sich bei dem Aufbau der verschiedenen Lagen, aus welchen sich eine regenerierte Schalenstelle zusammensetzt, um eine ganz gesetzmäßige allmähliche Entwickelung bestimmt geformter und zugleich auch bestimmt gerichteter Kalkkörper handelt, welchen durchweg eine sphäritische Struktur zukommt und an deren endlicher Ausgestaltung die ein ungeformtes Sekret liefernden Mantelepithelien direkt nicht beteiligt sind. Der ganze Vorgang macht vielmehr durchaus den Eindruck eines Krystallisationsprozesses, wobei die besondere Form des Produktes wohl im wesentlichen durch die besonderen physikalischen und chemischen Eigenschaften des von den Zellen gelieferten Sekretes bedingt sein dürfte. Ob den Zellen außerdem ein maßgebender Einfluß auf die besondere Anordnung (Richtung) der Stalaktiten zugeschrieben werden darf, läßt sich zunächst nicht sicher entscheiden.

In Bezug auf die Formgestaltung macht sich in den successive neugebildeten Schichten unverkennbar die Tendenz einer immer zunehmenden Verlängerung der einzelnen Elemente geltend. Ursprünglich ziemlich kurz, stumpf-kegelförmig und an der Spitze kaum verzweigt, entstehen später jene flachen, Schmetterlingsschuppen vergleichbaren und an der Spitze zierlich gezackten und ausgeschlitzten Kalkgebilde, welche die Flächenansicht eines solchen Präparates zu einem so zierlichen Bilde machen. Zuletzt entsteht dann an der Innenfläche eines solchen regenerierten Schalenstückes jene früher schon ausführlich geschilderte normale Bänderzeichnung, welche durch sehr langgestreckte, auf der Kante stehende, beiderseits zugespitzte oder verzweigte und ineinander eingefalzte Platten hervorgerufen wird (Fig. 41). Von diesem Zeitpunkte an unterscheidet sich eine geflickte Schalenstelle wenigstens in Bezug auf den Bau der innersten Kalkschicht nicht mehr von einer normalen. Dies gilt auch bezüglich des Verhaltens im polarisierten Lichte, wofür natürlich in beiden Fällen die verschiedene Richtung der Kalkfasern in benachbarten Plättchen ausschlaggebend ist.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß in vielen Fällen — ich habe es nicht regelmäßig beobachtet — die Richtungen der einzelnen Elemente in zwei unmittelbar benachbarten Kalkschichten sich unter rechtem Winkel kreuzen, wie es ja auch für den normalen Schalenbau charakteristisch ist.

Ich bin weit davon entfernt, zu glauben, daß durch die mit-

Digitized by Google

geteilten Beobachtungen über Bau und Bildung regenerierter Schalenstellen bei Helix die zahlreichen und verwickelten Fragen, welche sich bei Untersuchung der wunderbaren Strukturen von Gastropodengehäusen aufdrängen, eine Lösung gefunden hätten. Vielleicht möchte es sogar scheinen, als sei eine solche erst recht weit hinausgerückt, wenn als unmittelbar formgebender Faktor nicht die lebendige Zelle, sondern das Spiel außerhalb derselben wirkender Kräfte in Betracht kommt. Gerade das aber scheint mir von prinzipieller Bedeutung, denn es wird so die Möglichkeit eröffnet, ähnliche oder sogar gleichartige Strukturen künstlich, d. h. unabhängig vom lebenden Tierkörper, zu erzeugen. Es ist dieser Weg schon vor langer Zeit mit Erfolg beschritten worden, und ich denke, in einer späteren Mitteilung zu zeigen, daß es sich hier um ein ebenso interessantes wie fruchtbares Forschungsgebiet handelt.

Hier möchte ich schließlich nur noch auf einige Thatsachen hinweisen, welche geeignet erscheinen, die große und maßgebende Bedeutung, welche Krystallisationsprozesse bei der Schalenbildung der Mollusken gewinnen, auch allen denen vor Augen zu führen, welche vielleicht noch immer Zweifel hegen, ich meine den Bau und die Bildungsweise der rudimentären subcutanen Schälchen und Kalkkonkremente vieler Nacktschnecken, welche bekanntlich zuerst von Leydig einer genaueren histologischen Untersuchung unterworfen wurden. Ich habe leider nur Arion empiricorum und eine Species der Gattung Limax (L. agrestis) selbst untersuchen können; was ich aber gesehen habe, läßt mich nur um so mehr bedauern, daß die vorgerückte Jahreszeit mich verhinderte, ein größeres Material zu benützen. Die wenigen Bemerkungen Leydig's über die Struktur dieser Schälchen wurden oben bereits mitgeteilt; es geht aus denselben hervor, daß wohl in allen Fällen bei Limaciden die inneren Schälchen aus zahlreichen, in ganz regelloser Weise nebeneinander liegenden und auch selbst nicht regelmäßig gestalteten Kalkkörpern bestehen, die untereinander mehr oder weniger fest zu einem Ganzen verkittet und an der Innenseite einer meist etwas überragenden, rein organischen Außenschicht (Cuticula) abgelagert sind, deren Form jene des ganzen Schälchens bestimmt. Bei schwacher Vergrößerung macht das Ganze, von innen betrachtet, den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens (Fig. 42), wobei, wenn ich mich so ausdrücken darf, die größten Blöcke (wenigstens bei Limax agrestis) am Rande, die kleinen Steinchen aber mehr im Centrum liegen. In

der Regel kann man 2, bisweilen selbst 3 Schichten solcher Kalkkonkremente unterscheiden, und erscheint es dann zwecks einer genaueren mikroskopischen Untersuchung durchaus erforderlich, einen Teil der Kalkmassen zu entfernen. Am besten gelingt das durch vorsichtiges Anätzen mit Säure von außen her, so daß die innerste Schicht völlig unversehrt bleibt. Dabei löst sich immer auch die zarte Cuticula ab.

Betrachtet man nun ein solches Präparat bei stärkerer Vergrößerung, so bietet sich eines der fesselndsten Bilder dar, die uns das Mikroskop zu enthüllen vermag. In wunderbarer Mannigfaltigkeit und doch im wesentlichen übereinstimmend zeigen die einzelnen Kalkschollen eine überaus zierliche und zugleich höchst charakteristische mikrokrystallinische Struktur. Die von Herrn Giltsch meisterhaft ausgeführte Fig. 43 kann davon eine annähernde Vorstellung geben, wiewohl die ganze erstaunliche Mannigfaltigkeit eines solchen Präparates sich in einem kleinen Ausschnitt natürlich nicht hinreichend ausprägt. Man blickt auf eine Masse von größeren und kleineren krystallinischen Aggregaten, die regellos neben- und übereinander liegen, von denen aber jedes einzelne eine völlig gleichförmige Struktur zeigt, die immer als eine blättrige zu bezeichnen ist. Während aber in einem Falle die übereinander geschichteten, untereinander parallelen krystallinischen Lamellen von der Fläche gesehen werden, stehen sie in einer benachbarten Druse auf der Kante und während die Richtung der Spaltungsflächen der krystallinischen Geschiebe an einer Stelle horizontal verläuft, sind die Platten vielleicht unmittelbar daneben senkrecht aufgerichtet. Für „Verwerfungen", „Ueberkippungen" und andere Störungen der Schichtenfolge im geologischen Sinne liefert jedes solche Präparat eine Fülle von Beispielen. Die rhomboëdrischen Spaltungsflächen sind überall deutlich und scharf ausgeprägt zu erkennen. An vielen Stellen erhält man den Eindruck, als seien die einzelnen drusigen Aggregate nicht sowohl aus dünnen, flachen Lamellen, sondern vielmehr aus regelmäßig übereinander geschichteten Prismen aufgebaut, und bieten solche Stellen teilweise ein ganz ähnliches Bild, wie es G. Rose seiner Zeit als Schema entwarf, um den komplizierten Bau der Strombus-Schale zu erläutern. Wie zu erwarten war, verhalten sich die unregelmäßig durcheinander gewürfelten Kalkkonkremente schon infolge ihrer verschiedenen Lage im polarisierten Lichte sehr verschieden. Während die einen zwischen gekreuzten Nicols bei einer bestimmten Lage des Prä-

parates hell leuchtend erscheinen, bleiben andere gleichzeitig vollkommen verdunkelt, ohne daß es mir gelungen wäre, eine ohne weiteres zu formulierende Gesetzmäßigkeit wahrzunehmen, was leicht verständlich wird, wenn man berücksichtigt, daß es sich nicht allein um eine verschiedene Orientierung der Plattenaggregate in der Ebene des Objekttisches handelt, sondern zugleich um eine sehr verschiedene Neigung derselben gegen diese Ebene, bis zur vollkommen senkrechten Aufrichtung. Eines wichtigen Strukturverhältnisses muß ich noch gedenken, da es diese merkwürdigen Kalkgebilde in eine direkte Beziehung setzt zu den früher geschilderten Strukturelementen der äußeren Gastropodengehäuse.

Während in der Mehrzahl der Fälle die übereinander geschichteten mikroskopischen Kalkplättchen vollkommen ohne jede sichtbare Struktur erscheinen, zeigen sie nicht gar selten, von der Fläche gesehen, eine feine, parallele Schrägstreifung, was wohl auf eine Zusammensetzung aus feinen Fäserchen oder schmalen Prismen zu beziehen ist. Vermutlich wird eine genauere Untersuchung des Schälchens von Limax marginatus, dessen „Bausteinchen" sich, nach den von Leydig (l. c.) gegebenen Abbildungen zu schließen, in Bezug auf ihre feinere Struktur noch mehr dem Typus der Gastropodenschale nähern, noch weitere Aufschlüsse geben.

So viel ergiebt sich aber schon aus dem eben Mitgeteilten, daß, wie das verborgene Schälchen der Limaciden im ganzen und großen als rudimentär zu bezeichnen ist, dies ebenso auch bezüglich der feineren Struktur seiner Bauelemente gilt. Jedes von ihnen erscheint aufgebaut aus einem System zahlreicher, parallel übereinander geschichteter dickerer oder dünner Kalkplättchen, die zum Teil wieder ganz deutlich aus prismatischen oder feinfaserigen Gebilden zusammengesetzt sind; aber alle diese zahllosen regelmäßig gebauten, aber als Ganzes unregelmäßig geformten krystallinischen Kalkkörper, die, wenn man so sagen darf, ebenso viele Ansätze oder Anfänge zu einer regelrechten Schalenbildung darstellen, verbinden sich nicht zu einem einheitlichen Ganzen, sondern bleiben für sich isoliert oder treten nur zu einem wirren Trümmerwerk zusammen.

Es liegt sehr nahe, den Grund für diese auffallende Erscheinung in dem Umstande zu sehen, daß infolge der eigentümlichen Lage des Schälchens in einer von Muskelschichten umgebenen Höhlung mit weichen, leicht verschieblichen Wänden die Ablagerung der Kalkschicht schon durch die Bewegungen des

Tieres vielfachen Störungen unterworfen sein wird, so daß ein gleichmäßiges Auskrystallisieren und daher eine regelmäßige Schichtenbildung von vornherein ausgeschlossen erscheint. Sehen wir doch aus gleichem Grunde auch bei der Regeneration der Helix-Schale die zuerst gebildete Kalkdecke ganz unregelmäßig aus Sphäriten und krystallinischen Schollen zusammengesetzt, welch letztere gar nicht selten eine ganz ähnliche plattige Struktur aufweisen, wie die Elemente des Limaxschälchens. Erst wenn die Mantelfläche sich ruhig und unverrückt an die neugebildete Deckschicht anschmiegt, können sich regelmäßig gebaute Kalklagen aus dem abgeschiedenen Sekrete der Zellen bilden.

Der extremste Fall liegt, wie schon erwähnt, bei Arion vor, wo sich an Stelle eines Schälchens vielfach nur ein loser Haufen länglichrunder, glatter „spitzweckiger" Kalkkörperchen vorfindet, an welchen ein krystallinische Struktur so ohne weiteres nicht hervortritt. Gleichwohl läßt sich an denselben ein gesetzmäßiger Schichtenbau leicht nachweisen, vor allem durch Behandlung mit Kalilauge. Nach einiger Zeit sieht man dann jene charakteristischen sechsseitigen Täfelchen entstehen, welche auf einen Gehalt an Calciumphosphat hinweisen; dieselben bilden sich aber nicht regellos zerstreut in der Masse der Kalkkörperchen, sondern in regelmäßigen, sich in aufeinander folgenden Schichten unter einem rechten Winkel kreuzenden Linienzügen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir alles zusammen, was im Vorstehenden über den Bau der Molluskenschalen, sowie über deren Beziehungen zu dem darunter liegenden Weichkörper gesagt wurde, so dürfte eines zweifellos sein, nämlich daß sich die Schalen aus Sekreten bilden, welche von Epithelzellen des Mantels und vielleicht zum Teil auch von Drüsen geliefert werden, und daß jeder im Bau und ihrer sonstigen Beschaffenheit verschiedenen Schicht der Schalen auch eine besondere Zellenlage des Mantels, bezw. ein irgendwie verschiedenes Sekret derselben entspricht.

Eine noch kaum ernsthaft in Angriff genommene Frage bezieht sich nun darauf, wie aus solchen, offenbar in Form einer Lösung abgeschiedenen teils organische, teils anorganische Sub-

Digitized by Google

stanzen enthaltenden Sekreten die ebenso sehr durch ihre Form und Farbe wie durch ihre zum Teil höchst verwickelte Struktur ausgezeichneten Schalengebilde hervorgehen. Wie leicht ersichtlich, kann man hier, wenigstens in Bezug auf die Kalkgebilde, nicht so unbedingt, wie in so vielen anderen Fällen von Skelet- und Gehäusebildung, auf den unmittelbar formgebenden Einfluß der lebendigen Zellen verweisen, denn diese beschränken sich im gegebenen Falle darauf, das ungeformte, gelöste Rohmaterial zu liefern, aus welchem dann, anscheinend unabhängig von den Zellen und mit denselben gar nicht fest verbunden, jene wunderbaren Strukturen sich entwickeln, die wir an den Gehäusen von Muscheln und Schnecken bewundern. Es kann daher auch kaum überraschen, wenn immer wieder der Gedanke auftauchte, daß es sich hier nicht um Erzeugnisse von Zellen, sondern um „nichtcelluläre Organisationen" handelt, welche, mit einem selbständigen Wachstum durch Intussusception begabt, ganz außerhalb des Rahmens der anderen Skeletbildungen fallen. Den entschiedensten Ausdruck hat diese Anschauung in der umfangreichen Arbeit von Nathusius-Königsborn (1877) gefunden, deren sonst wertvoller Inhalt in seiner Verwertung leider durch den ganz einseitigen, von einer vorgefaßten Meinung beherrschten Standpunkt beeinträchtigt wird, der sich unter anderem auch darin ausprägt, daß nur die Struktur der fertigen Schale ohne jede Rücksicht auf ihre Beziehungen zum Weichkörper des Tieres Berücksichtigung findet.

In der Folge hat die Lehre vom selbständigen „Wachsen" der Molluskenschalen durch Intussusception hauptsächlich in F. Müller (1885) einen eifrigen Verteidiger gefunden; aber er so wenig wie seine Vorgänger haben irgend eine plausible Anschauung darüber zu geben vermocht, wie und woher denn eine „Intussusception" erfolgen könne. Müller läßt freilich die Räume zwischen Schale und Mantelrand (bei Anodonta), dessen Epithel von jener durch das gespaltene Periostracum angeblich getrennt sei, mit einer Flüssigkeit erfüllt sein, „die nur Blutflüssigkeit des Tieres sein kann"; indessen ist die Unrichtigkeit dieser Behauptung leicht zu erweisen. Auch die andere von F. Müller als Beweisgrund zu Gunsten der Intussusceptionstheorie herangezogene Thatsache des gleichmäßigen Wachstums der Schale (von Unio) in allen Dimensionen kann nicht als stichhaltig angesehen werden. Er führt an, daß der Querschnitt der Schale einer kleinen Unio von 4 mm Länge „bei starker Vergrößerung vollständig dem

Querschnitt durch dieselbe Stelle der Schale eines größeren Tieres (90 mm) bei ganz schwacher Vergrößerung gleiche. Das Wachstum der Schale geht also in allen Teilen und in allen Dimensionen ganz proportioniert vor sich, wie dies nur bei organischen Körpern zu finden ist. Ein Wachstum durch Apposition, wie dies nach der Sekretionstheorie stattfinden soll, ist für diese Verhältnisse geradezu unmöglich" (F. Müller). „Es zeigten sich hierbei offenbar entsprechend den Größenunterschieden der Schalen auch die größten Differenzen in den Dimensionen der Prismen, woraus sich notwendig ergiebt, daß an dem Wachstum des Tieres und der Schale auch die bereits gebildeten Prismen entsprechend teilnehmen."

Auch Nathusius-Königsborn hatte schon früher vergleichende Messungen an 2 der Größe nach verschiedenen Anodonta-Exemplaren von 109 mm Breite und 79 mm Länge als Beweise dafür beigebracht, daß die Prismenschicht größerer Schalen auch dementsprechend größere Dimensionen zeige als die Prismenschicht kleinerer Schalen, und auch er schließt aus den gefundenen Zahlen auf ein selbständiges „innerliches Wachstum in allen Dimensionen", wobei dann „Verschiebungen" von der dünneren Mitte nach dem dickeren Rande, sowie Knickungen und Stauchungen einzelner Teile — in denen die Lagerung der Kalknadeln eine unregelmäßige ist — angenommen werden. In der That würde es nun für die Sekretionstheorie eine große Schwierigkeit sein, wenn sich erweisen ließe, daß die Prismen an allen, auch den ältesten Punkten der Schale zugleich mit dieser fortwachsen; denn sie sind ja durch die Perlmutterschicht dem Einfluß des Mantelepithels mit Ausnahme des Schalenrandes völlig entzogen. Die Prismenschicht besitzt (am Rande der Schale) ein Flächenwachstum, ein Dickenwachstum aber nur so lange, als sie nicht von der Perlmutterschicht überlagert wird, während diese letztere, da die Absonderung von der ganzen Manteloberfläche erfolgt, unbegrenzt in die Dicke wächst. In diesem Sinne spricht sich auch Pagenstecher (Allgem. Zool., S. 488) über die Bildung der Prismenschicht aus: „Der breite Mantelsaum mit Ausnahme der Kante liefert die Prismenschicht (Najaden); deren Dicke ist an der am weitesten vorgerückten Stelle der Schale zunächst noch am geringsten; so ist der Schalenrand zugeschärft. Ist der ganze Mantelsaum im Vorrücken passiert, so ist die Prismenschicht fertig und nimmt später nicht mehr zu, sie hat ihr für diese Stelle der Schale gegebenes Maß. Dieses

Maß steigt, wenigstens bis zu einer gewissen Grenze, mit dem Alter, so daß die Prismenschicht am Umbo schwächer ist als gegen den Schalenrand" (PAGENSTECHER). In Bezug auf die vergleichenden Messungen von NATHUSIUS hat schon EHRENBAUM (l. c.) ganz richtig eingewendet, daß dergleichen Messungen überhaupt nur Sinn haben, „wenn man es mit unter ganz gleichen Bedingungen ernährten und gewachsenen Individuen zu thun hätte". Es ist durchaus nicht festgestellt und sehr fraglich, ob die Dicke und Länge der Anwachsstreifen bei verschiedenen Schalen in gleicher und daher vergleichbarer Weise zunimmt, und es scheint, daß der genannte Autor (NATHUSIUS) Voraussetzungen gemacht hat, die das Resultat seiner Untersuchungen vorwegnehmen, was um so auffälliger ist, als er selbst über die Gewagtheit derselben kaum im Zweifel zu sein scheint" (EHRENBAUM).

Zeichnen sich, wie man sieht, die Lehren der Anhänger der Intussusceptionstheorie nicht eben durch Klarheit und überzeugende Kraft aus, so kann man leider auch nicht behaupten, daß die schon von RÉAUMUR (1709) begründete Sekretionstheorie bis jetzt eine irgend befriedigende Erklärung der Schalenbildung und insbesondere der merkwürdigen und so verschiedenen Strukturen der einzelnen Schichten geliefert hätte. Nur bezüglich der organischen Grundlage, resp. des Ueberzuges der Schale (der Cuticula oder des Periostracums) kann kein Zweifel mehr bestehen, daß es sich hier um ein typisches, echtes Cuticulargebilde handelt, welches in ganz gleicher Weise wie die mannigfachen Chitinbildungen der Arthropoden als ein durch die abscheidenden Mantelepithelien unmittelbar geformtes Produkt derselben aufzufassen ist.

Ganz anders aber steht es mit den Kalkschichten, deren Bildungsweise noch immer zu den ungelösten Fragen gehört, wiewohl es sich hier um eines der interessantesten Probleme nicht nur im morphologischen, sondern namentlich auch im physiologischen Sinne handelt. Sieht man von der längst widerlegten Ansicht CARPENTER's ab, wonach die Schale und speciell die Prismenschicht der Lamellibranchier ein Gewebe darstellt und durch Metamorphose (Verkalkung) der Mantelepithelzellen entstanden sein sollte, so hat vielleicht, trotz des Widerspruches von mancher Seite, die alte Lehre des Grafen BOURNON zur Zeit die meiste Berechtigung. Er nimmt eine Absonderung der Schale seitens des Tieres an, doch glaubt er, daß die einmal abgeschiedenen Kalkteilchen dem Einfluß des Tieres

entzogen werden und, allein den Gesetzen der Krystallisation gehorchend, zu Kalkspat sich zusammenordnen, wobei er allerdings die organische Grundsubstanz der Schale ganz vernachlässigt. Wenn auch nicht in dieser sozusagen mineralogischen Formulierung, so scheinen mir diese Sätze doch in einer allerdings etwas modifizierten Form das Wesentliche des Schalenbildungsprozesses auch heute noch richtig zu charakterisieren, insoweit sich derselbe wenigstens auf die Ablagerung anorganischer Substanz bezieht.

Denn es läßt sich nach meiner Ueberzeugung nicht bezweifeln, daß, wo immer kohlensaurer Kalk als Bestandteil der Molluskenschale auftritt, dies stets in krystallinischer, zum Teil sogar in Krystallform geschieht, freilich in einer durch die besonderen Bedingungen, unter welchen der Vorgang sich hier vollzieht, vielfach sehr abweichenden Gestaltung und Anordnung. So gut wie man aber unbedenklich die Spicula der Calcispongien oder die mannigfaltig geformten Kalkkörper der Echinodermen als Produkte eines unter besonderen Bedingungen sich abspielenden Krystallisationsprozesses (als „Biokrystalle“ im Sinne von Haeckel und v. Ebner) auffaßt, wird man auch füglich nicht anstehen, die in demselben Sinne als Krystall- (Kalkspat-) Individuen anzusprechenden Prismen der marinen Lamellibranchier, sowie andererseits die sphäritisch aus zahllosen, radiär angeordneten Krystallnädelchen sich aufbauenden Prismen der Najaden und endlich auch die durchweg sphäritisch gebauten Gastropodenschalen als Erzeugnisse eigenartiger Krystallisationsvorgänge zu deuten.

Obwohl ich glaube, daß die im Vorstehenden ausführlich mitgeteilten Thatsachen für jeden Unbefangenen ausreichende Beweise dafür liefern, erscheint es doch mit Rücksicht auf gewisse gegenteilige Anschauungen, die in neuester Zeit geäußert wurden, erforderlich, noch etwas näher auf die in Rede stehende Frage einzugehen.

Stempell, welcher in der allerletzten Zeit eine dankenswerte Zusammenstellung der ganzen über die Bildungsweise und das Wachstum der Molluskenschalen bisher vorliegenden Litteratur geliefert hat (Biol. Cbl., 1900), kommt unter anderem auch auf die Frage zu sprechen, „ob man auf Grund der thatsächlichen Verhältnisse berechtigt ist, der Calcosphäriten-Bildung und der einfachen Krystallisation einen ausschließlich bestimmenden Einfluß auf die

Digitized by Google

Entstehung der Schalenstrukturen zuzuschreiben". Er gelangt zu der Ansicht, „daß nur wenige Beispiele vorliegen, wo Krystallisationsprozesse sicher bei der eigentlichen Schalenbildung, d. h. in der erstarrenden Sekretmasse selbst auftreten und gleichzeitig die ganze Struktur derselben bestimmen". Aber auch diese wenigen Fälle will STEMPELL noch insofern als Ausnahmen betrachtet wissen, „als sie sämtlich auf anormaler Kalk- und Conchiolinarmut der betreffenden Sekrete beruhen" (l. c. S. 699). Alle jene seit ROSE's und LEYDOLT's Arbeiten gesicherten Resultate eingehender physikalischer Untersuchung der Prismen- und Perlmutterschicht gewisser Lamellibranchier, sowie auch die grundlegenden Beobachtungen von G. ROSE über die feinere Struktur des Strombus-Gehäuses ignoriert STEMPELL vollkommen; es handle sich hier um Beobachtungen, „die ja an sich gewiß von Interesse waren, die aber für die eigentliche Lösung unseres Problems nur wenig beitragen konnten". Ich bin der gerade entgegengesetzten Meinung, daß es sich hier um Thatsachen von ganz fundamentaler Bedeutung handelt, deren Kenntnis für eine richtige Auffassung vom Wesen des Schalenbildungsprozesses nicht minder wichtig ist als die Erforschung der feineren Strukturverhältnisse und der chemischen Zusammensetzung der Schalensubstanz.

Als Beispiele „primärer" Krystallisationsprozesse bei der Schalenbildung führt STEMPELL nur die von ROSE und EHRENBAUM an der Innenseite der Perlmutterschicht mehrerer Pinna-Arten beobachteten tafelförmigen Aragonitkrystalle sowie jene an, welche SIMROTH (1895) in den Larvenschälchen gewisser Gastropoden fand. Es wird ferner noch erwähnt, daß „bei Schalenverletzungen neben Calcosphäriten auch häufig echte Krystalle gebildet zu werden scheinen". Bezüglich der Pinna-Prismen, „bei denen der Kalk im Innern anderer gröberer und jedenfalls nicht krystallinischer Strukturelemente (? B.) ein deutlich krystallinisches Gefüge zeigt", hält es STEMPELL für „noch sehr zweifelhaft", daß ihre Bildung wirklich auf primärer Krystallisation beruhe, aber selbst wenn dem so wäre, „so üben sie doch wenigstens auf die allgemeine Struktur der Schale keinen bestimmenden Einfluß ein" (l. c. S. 680). Was diese letztere Bemerkung eigentlich bedeuten soll, ist nicht klar zu ersehen. Unter allen Umständen aber, ob homogen krystallinisch, ob sphäritisch gebaut, sind die Prismen der Lamellibranchier als Produkte eines specifischen Krystallisationsprozesses anzusehen, wie nicht minder auch die Kalkschichten der Perlmuttersubstanz.

Digitized by Google

Was nun aber die Gastropodenschalen anlangt, von denen (speciell für Strombus) STEMPELL behauptet, daß sie „keine Spur von Krystallisation erkennen lassen", so hätte ihn die optische Untersuchung jedes einigermaßen guten Schliffes leicht eines Besseren belehren können; man könnte mit Rücksicht auf die Conchiolin-Armut solcher Gehäuse geradezu sagen, daß sie „keine Spur von nichtkrystallisierter Substanz erkennen lassen". Freilich handelt es sich nicht um typische Kalkspat-Rhomboëder oder dicke Aragonitprismen, sondern vielmehr um außerordentlich feine, in gesetzmäßiger Weise zu Bündeln und Platten gruppierte Kalkfasern, deren krystallinische Natur sich aber durch optische Prüfung sicher erweisen läßt. Zwischen solchen Kalk-Fibrillen und typisch entwickelten rhomboëdrischen Plattenaggregaten oder zu Drusen vereinigten dicken Prismen, wie sie sich vor allem in den rudimentären Schälchen der Limaciden in prachtvoller Ausbildung finden, giebt es alle möglichen Uebergänge, und will man nicht die höchst unwahrscheinliche, um nicht zu sagen unzulässige Annahme machen, daß die Gestaltung der Kalkschicht im letzterwähnten Falle in prinzipiell anderer Weise erfolgt als bei den Gehäuseschnecken, so müßte man schon mit Rücksicht hierauf auch bei diesen eine Krystallisation des Calciumkarbonats annehmen. Denn daß es sich um eine solche und nur um eine solche bei den Limaciden handelt, wird niemand bezweifeln, der nur einen einzigen Blick auf ein derartiges Präparat geworfen hat.

Auch bezüglich des Vorkommens von sphäritisch gebauten Kalkgebilden in Molluskenschalen sind die Angaben STEMPELL's keineswegs zutreffend. Er rechnet dazu „unter anderem die kugeligen Massen, die in den rudimentären Schalen mancher Limax- und Arion-Arten vorkommen, ferner vielleicht die rundlichen Kalkstückchen, welche M. DE VILLEPOIX bei Pholas crispata unter dem jungen Periostracum gesehen hat, sodann die deutlichen Sphärokrystalle, die häufig nach Schalenverletzungen auftreten, und endlich mögen gewisse Perlbildungen als Calcosphärite gelten" (l. c. S. 678).

„Mit diesen und ähnlichen Vorkommnissen", fährt STEMPELL fort, „dürften die sicheren Fälle aber auch im wesentlichen erschöpft sein. Alle anderen Strukturelemente der Schalen, welche man als umgewandelte Calcosphäriten aufgefaßt hat, wie z. B. die Prismen der äußeren Schalenschichten (bei Najaden) oder die polygonalen Felder der Perlmutterschichten, können ebensogut eine

Digitized by Google

andere Entstehung haben, zumal ihre Aehnlichkeit mit wirklichen Calcosphäriten meist eine sehr entfernte ist" (l. c. S. 679).

Nachdem schon M. DE VILLEPOIX auf die ganz unzweifelhaft sphäritische Natur der Najadenprismen in den ersten Jugendstadien mit Nachdruck hingewiesen hat, habe ich selbst den Nachweis geliefert, daß sie, auch voll entwickelt, in ihrer ganzen Länge sphäritisch gebaut sind und daher in der That als Säulen übereinander geschichteter, scheibenförmiger Sphäriten angesehen werden müssen. Desgleichen glaube ich den sicheren Nachweis erbracht zu haben, daß, wie sich insbesondere aus Regenerationsversuchen ergiebt, auch die charakteristischen Blätterschichten der Gastropodenschalen aus faserigen Kalkgebilden hervorgehen, deren sphäritische Natur trotz der eigenartigen besonderen Ausgestaltung durch ihr optisches Verhalten unzweifelhaft gemacht wird. Bei Helix pomatia lassen sich in den eine Bruchöffnung der Schale überdeckenden neugebildeten Kalkschichten alle möglichen Uebergänge zwischen wohlausgebildeten runden resp. polygonalen Sphäriten mit radiärer Faserung und jenen an den Rändern verzweigten, und ineinander gefalzten Kalkplättchen der innersten Schicht nachweisen, welche, wie seit ROSE bekannt ist, das wesentlichste Bauelement aller typischen Gastropodenschalen bilden, aber außerdem auch in vielen Lamellibranchierschalen gewisse Schichten ausschließlich zusammensetzen. Nimmt man noch hinzu, daß möglicherweise auch die homogen krystallinischen Prismen mariner Lamellibranchier-Formen aus sphäritischen Anlagen hervorgehen, so kann man gewiß nicht sagen, daß es „nur wenige Fälle giebt, wo Strukturelemente der natürlichen Schale unzweifelhaft als Calcosphärite erkannt werden können" (STEMPELL, l. c. S. 678).

Ich bin nun weit entfernt zu glauben, daß mit dem sicheren Nachweis, daß Krystallisationsprozesse bei der Bildung der Kalkschichten der Molluskenschalen die wesentlichste und wichtigste Rolle spielen, alle Schwierigkeiten behoben seien, welche einer mehr ins einzelne gehenden Erklärung der feineren Schalenstruktur entgegenstehen. Vielmehr erscheinen dieselben eher noch gesteigert, wenn wir uns nicht mehr auf den formbestimmenden Einfluß der lebendigen Zellen berufen können. An Versuchen, die Form und Struktur der Elemente der Molluskenschalen mit dem

Bau der unterliegenden absondernden Zellenschicht in Uebereinstimmung zu bringen, hat es seit CARPENTER und BOWERBANK nicht gefehlt, und noch jüngst hat STEMPELL eine hierhergehörige Theorie zu entwickeln versucht, die ich aber wie alle früheren für ganz verfehlt halten muß. Es ist bezeichnend, daß sich solche Versuche in der Regel auf die prismatisch gestalteten Kalkkörper der Lamellibranchierschale bezogen, da hier anscheinend noch am ehesten die Möglichkeit zu bestehen schien, die regelmäßige Mosaik der Prismenschicht mit der ebenfalls polygonalen Felderung des Mantelepithels in irgend einen Zusammenhang zu bringen. Die erfahrensten Beobachter haben aber freilich sehr bald die völlige Aussichtslosigkeit einer solchen Bemühung erkannt.

So bemerkt PAGENSTECHER in Bezug auf die Formung des Kalkes in Säulen (Prismen) mit Recht, es sei nicht anzunehmen, „daß im Vorrücken des Mantels nachrückende Epithelzellen sich einzeln an die von vorausgegangenen Zellen gebildeten Anfänge der Prismen so anlegen, daß sie an letzteren fortbauen, bis sie wieder einer neuen Serie Platz machen. Wären überhaupt die Prismen das Produkt bestimmter Zellen, diesen nach deren Einzelkontur angepaßt, so müßte eine einzige Zelle ein Prisma liefern und nach dessen Vollendung zu Grunde gehen oder doch aufhören, in dieser Weise zu arbeiten, während gegen den Außenrand des Mantels hin vorgeschobene jüngere Brut minder und ungleich weit mit der gleichen Arbeit vorgerückt wäre. Da eine solche Art der Brutbildung nicht stattfindet, auch Gleichheit der Masse der Zellen und der Prismen nicht besteht, sind die krystallinischen Gebilde der Schale durchaus nach dem Prinzipe von BOURNON als aus einer gänzlich von der Einzelform der unterliegenden Epithelzellen unabhängigen Massenausscheidung in Krystallisation entstanden anzusehen, bei welcher, solange die Ausscheidung in gleicher Qualität geliefert wird, der einzelne Krystall, trotz des Vorausrückens des Mantelsaumes, einen Zuwachs erhält, während die spärliche organische Beimischung in kleinen Zwischenräumen erstarrt“ (PAGENSTECHER, l. c.). Auch EHRENBAUM (9) will die besondere Form der Prismen nur dadurch erklären, „daß der ausgeschiedene Kalk in der durch die schon vorhandenen Nadeln gegebenen Form und Richtung ankrystallisiert, während die Conchiolinsubstanz, sei es in gleicher Weise aktiv wie der Kalk, sei

Digitized by Google

es mehr passiv beteiligt, die entsprechenden Formen annimmt" (l. c. S. 13).

Auch Moynier de Villepoix wirft bezüglich der Prismen die Frage auf: „Sont-elles individuellement en rapport, à leur origine avec les cellules épithéliales? J'ai vainement cherché à le reconnaître, et, à la vérité, je doute fort, qu'il en soit ainsi. L'irrégularité, que présentent ces jeunes formations, ne permet pas d'admettre cette hypothèse" (l. c. p. 624).

Demgegenüber sind nur ganz wenige gelegentliche Bemerkungen meist älterer Autoren zu erwähnen, in welchen der Gedanke ausgesprochen wird, daß vielleicht gewisse Strukturverhältnisse der Schalen direkt vom Mantelepithel abhängen. Stempell citiert unter anderem v. Buch (1831), welcher meint, daß der Umfang der Krystallindividuen in der Austernschale vielleicht dem Wirkungskreise eines „Sekretionsorganes" im Mantel entspreche; v. Hessling (1859) macht die Bemerkung, daß in der Perlmutterschicht Partikelchen erkennbar seien, welche von einzelnen Epithelzellen oder Gruppen solcher ausgeschieden würden, und auch die organische Substanz der Prismenschicht denkt er sich aus einzelnen miteinander verschmelzenden Kügelchen entstanden, deren jedes wahrscheinlich einer Epithelzelle entspricht; Bronn (1862) glaubt, daß die Häutchen der Perlmutterschicht durch Zusammenfließen der verschiedenen von den einzelnen Zellen abgesonderten Tröpfchen entstehen und daß sich daraus die netzartige Zeichnung dieser Häute erklären lasse; nach v. Jhering (1875) entsprechen die polygonalen Felder der Najadenembryonen-Schalen in ihrer Form genau derjenigen der darunter liegenden Epithelzellen u. s. w.

Man sieht, es handelt sich hier teils um die Struktur der Perlmuttersubstanz, bezüglich deren ein direkt formender Einfluß des Mantelepithels ohne weiteres zuzugeben ist, teils aber um das Periostracum, die organische Grundsubstanz der Schale, und auch bezüglich dieses gilt das Gleiche. Was aber die Prismenschicht der Lamellibranchier und die geschichteten Plättchenlagen der Gastropoden-Gehäuse anlangt, so verbietet hier schon die Gestalt der Elemente, einen direkten formenden Einfluß des unterliegenden Epithels anzunehmen. Stempell stützt seine gegenteilige Ansicht hauptsächlich auf Beobachtungen über den Schalenbau von Solemya togata. Das Besondere desselben sieht er vor allem darin, „daß die die Prismenschicht zusammensetzenden Elemente keineswegs in allen Regionen der Schale die typische Prismenform aufweisen, der Hauptsache nach sind es nur zwei

Bezirke, in denen die Querschnitte der von Conchiolinhäutchen begrenzten Räume wirklich polygonale Gestalt haben. „In allen anderen Teilen der Schale sind die Prismen in der Richtung einer der Schalenoberfläche parallel gerichteten Querachse, und zwar derjenigen, welche ungefähr senkrecht zum Schalenrande steht, sehr stark verbreitert und erscheinen als langgezogene, bandförmige Gebilde, deren Seitenwände im hinteren Teile der Schale nach dem Wirbel zu konvergieren" (vergl. Fig. Biolog. Centralbl., 1900, XX, S. 700). Stempell ist der Meinung, daß „wir angesichts dieser Thatsachen daran verzweifeln müssen, die Entstehung (dieser und) der meisten komplizierten Schalenstrukturen auf ein einfaches, mechanisch krystallographisches Problem zurückzuführen", und daß, „wenn wir überhaupt weiterkommen wollen, eigentlich nur ein einziger Ausweg offen bleibt: wir müssen annehmen, daß der von den Epithelzellen des Tieres gelieferte Baustoff der Schale keineswegs eine so formlose Masse ist, wie man bisher geplant hatte, sondern daß er noch unter dem morphologischen Einfluß der secernierenden Zellen steht und gewissermaßen bereits die wesentlichen Struktureigentümlichkeiten der Schale aufweist" (Stempell, l. c. S. 701).

Wenn ich den Sinn dieses Satzes richtig verstehe, so würde man sich demnach vorzustellen haben, daß das Bestimmende für die Struktur der Schale in einem gegebenen Falle nicht sowohl die anorganische, als vielmehr die organische Grundsubstanz ist; diese wäre das fertige Gerüst, in dessen präformierte Räume der Kalk erst sekundär abgelagert würde. Abgesehen davon, daß gerade in den Fällen, wo sich die allerkompliziertesten Strukturverhältnisse der Schalen finden, nämlich bei den Gastropoden, die Menge der organischen Substanz so gering ist, daß man sie kaum nachzuweisen vermag, ist es gewiß auch sehr bemerkenswert, daß an allen den Stellen, wo die organische Substanz noch gänzlich frei ist von mineralischen Einlagerungen, wie beispielsweise gerade auch bei der Schale von Solemya am Rande und ebenso am wachsenden Schalenrande von anderen Lamellibranchiern und Gastropoden, wo sie nachweislich „noch unter dem morphologischen Einfluß der secernierenden Zellen steht", niemals irgend eine Andeutung derjenigen Strukturen vorkommt, welche in demselben Momente hervortreten, wo die Kalkabscheidung beginnt. Immer ist das Periostracum, die organische Unter-

Digitized by Google

lage der später abgelagerten Kalkschichten, völlig strukturlos, oder es zeigt jene typische polygonale Felderung als Abdruck des unterliegenden Epithels, welche so vielen echten Cuticularmembranen zukommt. Am allerentschiedensten wird aber die Ansicht von STEMPELL durch die Resultate der interessanten Versuche von MOYNIER DE VILLEPOIX widerlegt, bei welchen es sich darum handelte, die Schalenregeneration bei Anodonta in kalkfreiem Wasser zu untersuchen. „Chez les animaux maintenus dans leur milieu normal, le nouveau périostracum présente tous ses caractères habituels. Dès son origine, il est recouvert sur sa face interne, dans la région située en regard de la face interne du feuillet conchylien, de cristaux de formes diverses et après son inflexion sur ce feuillet, on voit apparaître le débût de la nouvelle couche calcaire de prismes.

Chez les animaux maintenus dans l'eau dépourvue de toute trace de sels calcaires, la reproduction du périostracum et sa jonction avec la vieille coquille ont lieu de la même manière. On rencontre bien, ça et là, à la surface interne de la nouvelle membrane quelques cristaux, mais ils sont beauconp plus rares et plus clairsemés. Quant aux prismes, il ne s'en produit plus, et la refection du test se borne toujours, dans ce cas, à la production d'une couche organique molle et non calcifiée de périostracum."

Man hatte dann aber, wenn STEMPELL's Theorie zutreffend wäre, doch wohl wenigstens eine Andeutung von häutigen, rein organischen Prismenanlagen erwarten müssen, um so mehr als ja die Prismen der Lamellibranchierschalen organische Grundsubstanz so reichlich enthalten, daß bekanntlich auch nach der Entkalkung die feinsten Details der Struktur erhalten bleiben. Davon war aber nichts zu bemerken. „L'animal placé dans un milieu dépourvu de sels calcaires ne peut plus sécréter que des membranes de matière organique dont les couches successives se superposent l'une à l'autre."

Noch weniger als den allgemein theoretischen Betrachtungen STEMPELL's wird man den ganz speciellen Ausführungen dieses Autors beipflichten können, welche sich, wie er meint, als notwendige Folgerungen aus dem von ihm untersuchten Falle (Solemya) ergeben. Er unterscheidet zweierlei Ursachen, „welche das Zustandekommen der unbedingten Gleichförmigkeit eines erstarrenden Epithelsekretes verhindern", nämlich einmal die durch ungleichmäßige Absonderung bedingte Schichtenbildung, die er als „chronogene Differenzierung" bezeichnet, und

zweitens „jene andere Art der Differenzierung, welche ihre direkte Ursache in einer Differenzierung der secernierenden Epithels hat" und als „cytogene Differenzierung" bezeichnet wird. Will man darunter nur die Thatsache verstehen, daß verschiedene Epithelzonen morphologisch und chemisch ganz verschiedene Produkte liefern (Zellen des Periostracums, prismenbildende Zellen, Zellen, welche die Perlmutterschicht erzeugen, u. s. w.), so läßt sich füglich nichts einwenden. Wenn aber STEMPELL innerhalb dieser einzelnen Epithelbezirke wieder „eine große Anzahl von Sekretionskomplexen" annimmt, „welche zwar alle im wesentlichen das gleiche Produkt liefern, die aber doch hinlängliche Selbständigkeit besitzen, um eine absolute Gleichmäßigkeit der gemeinsam erzeugten Sekretmasse auszuschließen", so handelt es sich um eine Hypothese, für welche in den vorliegenden Thatsachen keinerlei Beweis zu finden ist, gegen deren Zulässigkeit aber zahlreiche Erfahrungen sprechen.

Ich bin der Meinung, daß „Sekretionskomplexe" zur Erklärung der Form der Strukturelemente der Molluskenschalen doch nur dann berechtigterweise herangezogen werden dürften, wenn sich von vornherein das gebildete Produkt der Absonderung mit einem bestimmten Epithelbezirk (sei es nun eine einzige Zelle oder eine Gruppe von solchen) räumlich deckte, wenn also etwa im gegebenen Falle gleich im Beginn der Prismenbildung polygonale Platten entstünden. STEMPELL nimmt hier freilich gleich zu einer Hilfshypothese seine Zuflucht, indem er meint, daß zwar „meistens die einzelnen Prismen in Gestalt und Größe ihrer Querschnitte genau der Form der erzeugenden Sekretionskomplexe entsprechen, doch scheinen auch solche Fälle vorzukommen, wo die Sekretionskomplexe nicht ganz scharf gegeneinander abgegrenzt sind, und wo dann die Prismenform erst durch gegenseitige Abplattung der ursprünglich tropfenförmigen Strukturelemente entsteht (so bei Unioniden)". Es scheint mir durchaus keine „zwingende logische Notwendigkeit" zu sein, zur Erklärung der im allgemeinen senkrecht zur Schalenoberfläche stehenden Prismen besondere „Sekretionskomplexe" anzunehmen, wenn wir sehen, daß sich in entsprechend zusammengesetzten Lösungen unter gewissen Umständen Kalkkörper bilden, welche, wie ich in einer folgenden Mitteilung zeigen werde, bis in alle Einzelheiten den sphäritisch gebauten Najaden-Prismen gleichen. Um zu erklären, daß in manchen Fällen die prismatischen Kalkgebilde der Lamellibranchier-Schalen unter verschiedenem Winkel gegen die Fläche geneigt oder gar

horizontal verlaufen, nimmt Stempell bestimmt gerichtete Bewegungen seiner Sekretionskomplexe an. „Wenn sich nämlich die Sekretionskomplexe in ihrer Gesamtheit während des Sekretionsprozesses langsam und allmählich nach einer bestimmten Richtung hin fortbewegen, so werden die von ihnen gebildeten Sekretprismen nicht mehr senkrecht zur Oberfläche des secernierenden Epithels stehen, sondern in einem Winkel gegen dieselbe geneigt sein, dessen Größe umgekehrt proportional der Geschwindigkeit ist, mit welcher das secernierende Epithel fortschreitet. Besteht endlich die sich verschiebende Materie nur aus einer einzigen Reihe von Sekretionskomplexen, welche auf ihrer ganzen Länge mit gleichmäßiger Schnelligkeit vorrückt, so werden die Prismen zu langen Bändern werden, die senkrecht auf der Oberfläche des Epithels stehen und durch ihre Längsrichtung den Weg bezeichnen, den die zugehörigen Sekretionskomplexe genommen haben" (l. c. p. 732).

Ein einziger Blick auf ein Limax-Schälchen oder auch nur auf einen Flächenschliff durch die Prismenschicht von Mytilus dürfte genügen, um die gänzliche Aussichtslosigkeit darzuthun, auf Grund des Prinzips der Wanderung der Sekretionskomplexe die hier auf engstem Gebiete ungemein wechselnde Lage der Prismen resp. Plättchen zu deuten. Wollte man aber gar erst die unglaublich komplizierte Struktur typischer Gastropodenschalen mit ihren Systemen rechtwinklig sich kreuzender Kalkplättchen, deren jedes wieder aus schräg geneigten Kalkfibrillen besteht, die in benachbarten Plättchen entgegengesetzt gerichtet sind und unter mannigfachen Biegungen sich aus einer Schicht in die andere fortsetzen, durch Bewegungen von Sekretionskomplexen erklären, so dürfte die absolute Unmöglichkeit eines solchen Versuches jedem von vornherein einleuchten.

Ohne jeden Zweifel sind wir genötigt, bis zu einem gewissen Grade einen die Richtung und Lage eines Kalkgebildes bestimmenden Einfluß der secernierenden Zellen zuzugeben. Ich wüßte wenigstens nicht, wie man zur Zeit die Thatsache anders deuten wollte, daß in Gastropodenschalen die Strukturelemente benachbarter Schichten sich immer annähernd rechtwinklig überkreuzen. Allein es dürfte dies wohl weniger auf einer Bewegung des secernierenden Epithels in einer bestimmten Richtung beruhen, als vielmehr durch eine schon die allerersten Anlagen solcher Gebilde charakterisierende besondere Anordnung der kleinsten Teilchen zu deuten sein, die ihrerseits ganz wohl von den Zellen

Digitized by Google

beeinflußt sein mag und die es bedingt, daß das weitere Wachstum wie bei einem Krystall durch eine gesetzmäßige Angliederung neuer Teilchen erfolgt, ohne daß nun weiterhin ein direkter formender Einfluß des secernierenden Epithels notwendig angenommen werden müßte. Man denke nur an die Beobachtungen von SOLLAS über das Wachstum der Kalkspicula von Spongien in Lösungen.

Wie dem aber auch immer sein mag, eines ist sicher, es bedarf weiterer und zwar vorwiegend experimenteller Untersuchungen, und alles Theoretisieren über die verschiedenen Möglichkeiten einer Erklärung der wunderbaren Schalenstrukturen der Mollusken erscheint so lange als eine ziemlich unfruchtbare Arbeit, als nicht weitere Erfahrungen gesammelt worden sind. Der richtige Weg dazu wurde aber, wie mir scheint, schon vor langer Zeit von HARTING gezeigt (18).

Schon 1872 hat dieser Forscher auf die eigenartigen Formen aufmerksam gemacht, welche der kohlensaure Kalk (oder ein Gemenge von Calciumkarbonat und Phosphat) annimmt, wenn er durch langsame chemische Wechselwirkung zweier Salze in einem Medium entsteht, welches colloide, organische Substanzen wie Eiweiß, Gelatine, Schleim u. s. w. enthält. Bringt man in eine flache, mit Eiereiweiß gefüllte Schale an zwei einander gegenüberliegenden Stellen der Wand einerseits einige Stückchen $CaCl_2$, andererseits einige Krystalle von Na_2CO_3, so bildet sich von den Rändern her nach einigen Tagen ein dünnes Häutchen, welches allmählich an Dicke zunimmt. Nach etwa 2 Wochen zeigt sich die Haut zusammengesetzt aus lauter Kügelchen, welche, anfangs vollkommen regelmäßig, sich später gegenseitig in ihrer Form beeinflussen, indem sie sich polyëdrisch abplatten und auf diese Weise ein Bild bieten, das sehr an die Flächenansicht der Prismenschicht bei Muschelschalen erinnert. Die größeren Sphären erscheinen in der Regel deutlich konzentrisch und außerdem fein radiär gestreift, die Oberfläche bisweilen polygonal gefeldert. Die Schichtung, die bei Sphärolithenbildung überhaupt nicht selten ist (vergl. O. LEHMANN, Molekularphysik, Bd. I, S. 390), deutet ohne Zweifel auf Intermittenzen des Wachstums hin, deren Ursachen jedoch noch vollkommen dunkel sind. Also auch ein Fall von „chronogener Differenzierung“ im Sinne von STEMPELL.

Außer diesen sphärischen Kalkkörpern („Calcophärite“ HARTING's) finden sich vereinzelt oder zu mehreren vereint sehr eigentümlich gestaltete Gebilde, welche aus einem soliden Kugelsegment und einem aufgesetzten kegelförmigen, hohlen Kragen bestehen, dessen

Digitized by Google

Spitze dem Centrum der Sphäre entspricht und dessen Innenfläche zierlich gefaltet erscheint. Im polarischen Lichte zeigen alle diese Kalkkörper ein schwarzes Kreuz und Farbenringe.

Von besonderem Interesse ist nun die Thatsache, daß dieselben eine organische Grundlage besitzen, welche die ursprüngliche Form und alle Details der Struktur vollkommen bewahrt, wenn der Kalk durch Behandlung mit Säuren entfernt wird. Durch Färbung mit Jod oder ammoniakalischem Karmin lassen sich diese Gebilde dann noch deutlicher machen. HARTING schlägt für diese (Eiweiß-) Substanz den Namen „Calcoglobulin" vor. Das chemische Verhalten derselben ist sehr auffallend und vor allem die Widerstandsfähigkeit bemerkenswert. Konzentrierte Kalilauge wirkt in der Kälte auch nach Stunden kaum ein; bei Zusatz von Wasser quillt die Substanz und verwandelt sich, ohne sich zu lösen, in eine membranöse gefaltete Masse. Selbst in kochender Kalilauge tritt keine vollständige Lösung ein. Die Substanz giebt in ausgezeichneter Weise die Xanthoprotein-Reaktion. Hiernach scheint es sich um eine sehr weitgehende Modifikation des Eiweißes zu handeln, und H. weist direkt auf die Aehnlichkeit mit der organischen Grundlage der Molluskenschalen (des Conchiolins) hin. Höchst eigentümliche Kalkbildungen, welche in vieler Beziehung an die gefalteten „Pfeiler" der Sepiaschulpen erinnern, entstehen bei dem in Rede stehenden Versuch rings um die Stelle, wo das Na_2CO_3 liegt, in Form eines harten Ringes, der nach einigen Tagen über das Niveau der Flüssigkeit herauswächst und ganz aus verkalkten und zierlich gefalteten Lamellen besteht. Die Mehrzahl derselben besteht aus lauter kleinen Kügelchen, doch finden sich auch ganz strukturlose, in einzelnen Fällen beobachtet man eine zierliche Querstreifung. Ganz ähnliche Kalkgebilde wie im Eiweiß entstehen unter gleichen Bedingungen auch in Gelatine. Man erhält Häutchen aus konzentrisch geschichteten, aneinander gelagerten Sphäriten, deren konvexe Unterseite mit zahlreichen prismatischen Krystallen besetzt ist. Nach Auflösung des Kalkes durch Säure bleibt noch einige Zeit ein System geschichteter Lamellen erkennbar, um aber bald zu verschwinden. Bemerkenswerte Verschiedenheiten zeigen die in Eiweiß oder Gelatinelösungen entstehenden Fällungen, wenn neben $CaCO_3$ auch Gelegenheit gegeben ist zur Entstehung von Ca-Phosphat. Uebersteigt die Menge des (dem Na_2CO_3 zugefügten) Na-Phosphates nicht eine gewisse Grenze, in welchem

Digitized by Google

Falle die Entstehung von Calcosphäriten überhaupt verhindert wird, so ändert sich deren Form in auffälliger Weise, indem an der Oberfläche Höcker oder Spitzen auftreten, wodurch dann diese Gebilde oft große Aehnlichkeit mit den Kalkspiculis der Alcyonarien gewinnen.

Auffallenderweise haben diese Beobachtungen HARTING's in der Folge nur wenig Berücksichtigung gefunden, und in ausgedehnterem Maße sind solche Versuche überhaupt nicht wieder angestellt worden. MOYNIER DE VILLEPOIX (Compt. rend. Soc. Biol., 1892, p. 40 ff.) hat einige Experimente in dieser Richtung mitgeteilt, auf welche ich in einer folgenden Mitteilung zurückkommen werde, und ganz neuerdings hat dann STEINMANN auf Grund einiger hierhergehöriger Versuche seine schon eingangs erwähnte Schalenbildungstheorie entwickelt.

STEINMANN steht auf dem, wie ich glaube, ganz richtigen Standpunkt, daß das Wesentliche der Schalenstruktur bei den Mollusken durch einen extracellulär sich abspielenden eigenartigen Krystallisationsprozeß erklärt werden kann, und daß daher vor allem die Bildung von Sphäriten aus kohlensaurem Kalk und einer organischen Grundlage bei weitem die wichtigste Rolle spielt. Auf demselben Standpunkt stand aber auch schon HARTING und steht neuerdings auch M. DE VILLEPOIX, dessen schöne Arbeiten STEINMANN offenbar nicht bekannt waren.

Gegen die näheren Ausführungen dieses Forschers, namentlich bezüglich der Ursache der Abscheidung von Calciumkarbonat, muß aber, wie ich schon in der Einleitung auseinandersetzte, entschiedenster Widerspruch erhoben werden. STEINMANN legt vor allem großes Gewicht darauf, daß es ihm gelungen ist, „Calcosphärite" in Eiweißlösungen zu erzeugen ohne Zusatz von kohlensaurem Alkali. „Bringt man auf einen Objektträger einen Tropfen klaren, geruchlosen, aber schwach alkalisch reagierenden Eiweißes (aus einem Hühnerei entnommen) mit etwas konzentrierter $CaCl_2$-Lösung oder mit Krystallen dieser Substanz zusammen, so scheiden sich sehr bald (nach 5—10 Min.) zahlreiche kugelige Körper aus, die eine Trübung der vorher klaren Lösung hervorrufen. Dieselben zeigen zwischen gekreuzten Nicols das schwarze Kreuz und häufig auch die Farbenringe einachsiger Sphärokrystalle mit negativ optischem Charakter, lösen sich in verdünnten Säuren unter Brausen auf und hinterlassen einen organischen Rückstand von gleicher Gestalt . . . Wird der Versuch in größerem Maßstabe und mit verdünnter Chlorcalcium-

lösung angestellt, so bilden sich außer den regelmäßig kugeligen „Calcosphäriten" Zwillings- und Drillingskörper, „Conostaten (HARTING), feste Krusten oder größere Kugeln, die durch Zusammentreten der Calcosphärite entstehen . . . Die Eiweißsubstanz nimmt dabei den Charakter des Conchyolins an, sie wird weiß und fast ganz unlöslich in Alkalien wie in Säuren; nach längerem Stehen in mehrfach erneutem Wasser färbt sie sich bräunlich wie die Conchyolinmassen, welche die unbeschalten Körperteile vieler Mollusken überziehen. Kurz, es entstehen auf diese Weise dieselben Produkte, wie sie HARTING unter Zusatz von kohlensauren Alkalien erhielt" (STEINMANN l. c.). Das ist so ziemlich alles, was STEINMANN durch Versuche ermittelt hat. In einer späteren Mitteilung (1899) werden dann noch einige Beobachtungen über die Dunkelfärbung des künstlich erzeugten „Conchyolins" mitgeteilt, auf welche hier nicht näher einzugehen ist.

Man sieht, es handelt sich hier um nichts, was irgendwie über die Versuche HARTING's hinausginge, dessen Arbeit außerdem noch eine Menge von Anknüpfungspunkten für weitere Forschungen bietet, die STEINMANN gar nicht berührt hat. Ich erinnere nur an den so auffallenden Einfluß einer Beimischung von Calciumphosphat auf die Gestaltung der sphäritischen Gebilde.

Je weniger eindringend STEINMANN's Versuche waren, desto weitgehender sind dagegen die daraus gezogenen Folgerungen. So sehr ich die Bedeutung sphäritischer Strukturen für den Aufbau der Molluskenschalen anerkenne — und ich glaube, in der vorliegenden Arbeit dieselbe sogar zuerst für die Prismen der Najaden und für die Gehäuse der Gastropoden erwiesen zu haben — so wenig Berechtigung scheint mir auf Grund unserer heutigen Kenntnisse vorzuliegen, die Molluskenschalen kurzweg als Aggregate von „Calcosphäriten" in dem bisher gebräuchlichen Wortsinn, d. h. runder, radiärstrahliger Kalkgebilde mit organischer Grundlage zu bezeichnen, wie es vielleicht schon für die Skelete der Madreporarien zulässig erscheint. „Der Unterschied zwischen einem künstlich erzeugten Calcosphäriten und einer Orbulina- oder Globigerina-Schale besteht nach STEINMANN nur darin, daß letztere einen centralen Hohlraum und Wandporen besitzen. Die Anordnung und Beschaffenheit der Kalkspatkrystalle ist die gleiche; daher liefern beide das optische Bild eines Sphärokrystalles. Zwischen einer Globigerinen- und einer Molluskenschale ohne Perlmutterschicht existieren aber nur formelle Unterschiede." Erinnert

Digitized by Google

man sich dabei nur der homogen krystallinischen Prismen mariner Lamellibranchier, sowie der wunderbaren Strukturverhältnisse der Gastropodenschalen, so wird man das Ungerechtfertigte der Schlußfolgerung STEINMANN's ohne weiteres zugeben.

Noch weniger aber kann man die höchst eigenartigen Ansichten gerechtfertigt finden, zu welchen STEINMANN bezüglich der Bildungsweise des Schalenkalkes und der dabei wirksamen chemischen Kräfte gelangt. Als Ursache der Ausscheidung von kohlensaurem Kalk bei Zusatz von Chlorcalcium zu Eiweiß wird wunderlicherweise schon bei dem oben erwähnten Grundversuch eine „Zersetzung" des letzteren unter Abscheidung von kohlensaurem Ammoniak bezeichnet, obgleich vorher ausdrücklich angegeben wurde, daß das „schwach alkalische, klare und geruchlose Eiweiß" frisch aus dem Ei entnommen war. STEINMANN glaubt sogar, daß das Verhalten bei Zusatz von $CaCl_2$ „vielleicht geeignet ist, um den Beginn der Zersetzung der Eiweißsubstanz selbst schärfer erkennen zu lassen, als das mit den bisherigen Erkennungsmitteln möglich ist". Ich meine, viel näher liegend wäre doch wohl die Annahme einer Wechselwirkung zwischen dem im Eiweiß stets enthaltenen Natriumkarbonat und dem Chlorcalcium gewesen.

In konsequenter Weiterverfolgung seiner Vorstellungen über die chemische Ursache der Kalkabscheidung gelangt nun schließlich STEINMANN zu seiner früher schon kritisierten Fäulnistheorie.

„Bekanntlich", sagt er, „entsteht die Molluskenschale durch Verhärtung (Verkalkung) einer strukturlosen, eiweißhaltigen Schleimmasse, welche vom Epithel des Mantels erzeugt wird; aus derselben geht sowohl die Porzellanschicht wie auch die Perlmutterlage hervor ... Wird Chlorcalciumlösung zu Molluskenschleim (I) zugesetzt, so scheiden sich, einerlei ob derselbe an und für sich unter natürlichen Verhältnissen Schale bildet (Unio) oder nicht (Limax), zahlreiche Calcosphäriten aus, während derselbe Schleim, sich selbst überlassen, weniger reichliche oder gar keine Kalkausscheidung liefert. Hieraus geht hervor, daß die Schalensubstanz auch aus dem umgebenden Medium Kalksalze niederschlägt und dadurch eine Volumvermehrung erfahren kann" (bei Wassermollusken). Die relative Dickschaligkeit der marinen Mollusken im Vergleich mit der im allgemeinen dünnen Schale der Landmollusken würde nach STEINMANN hauptsächlich auf einer derartigen Einwirkung des umgebenden Mediums beruhen.

Ich glaube nicht, daß es nach allem, was in der vorliegenden Abhandlung mitgeteilt wurde, notwendig ist, die vorstehenden Sätze noch einer eingehenden Kritik zu unterwerfen. Nur die merkwürdige Behauptung STEINMANN's das Dickenwachstum der Schale durch Apposition oder besser durch einen chemischen Niederschlag von außen her betreffend möchte ich noch herausgreifen. Es wird nicht recht klar, wie sich STEINMANN eine solche direkte Mitwirkung des umgebenden Wassers eigentlich denkt. Daß es sich nicht um einen überall gleichmäßig erfolgenden Niederschlag auf der Schalenoberfläche handeln kann, ist ja selbstverständlich und erscheint schon dadurch ausgeschlossen, daß man ja thatsächlich über und auf dem Periostracum der Muscheln niemals Schalensubstanz findet. Es bliebe also nur eine Mitwirkung des Wassers an den normalen Wachstumszonen der Schale übrig, d. h. am Mantelrande und an der Manteloberfläche. Die letztere, von welcher erfahrungsgemäß das Dickenwachstum der Schale fast ausschließlich abhängt, ist aber doch vor jeder unmittelbaren Berührung mit Wasser völlig geschützt, und vom Mantelrande hängt im allgemeinen nicht sowohl das Dicken- als vielmehr das Flächenwachstum ab. Auch ist es ja sicher, daß während der Schalenneubildung (die außerdem nur zu einer bestimmten Zeit des Jahres erfolgt) der betreffende Mantelabschnitt mit dem Schalenteil, welcher wachsen soll, so lange in innigster Berührung steht und bleibt, bis das gelieferte Sekret erstarrt ist, so daß zunächst gar nicht recht einzusehen wäre, wie und wo denn eigentlich das Wasser einen Angriffspunkt finden sollte.

Fassen wir alles zusammen, so können wir mit voller Bestimmtheit Eines behaupten: STEINMANN's Eiweißversuch lehrt uns über den eigentlichen chemischen Vorgang der Entstehung von Calciumkarbonat bei der Bildung der Molluskenschalen gar nichts. Ja, man kann sogar sagen, daß durch den Nachweis der primären Ablagerung von Calciumphosphat beim normalen Wachstum der Schale unserer Land- und Süßwassermollusken die endgiltige Entstehung von kohlensaurem Kalk nur um so unverständlicher erscheint. Die wichtige Rolle, welche das Phosphat bei der Schalenbildung spielt, ergiebt sich auch schon daraus, daß gerade zur Zeit des Wachstums die Gewebe des Mantelrandes (bei Helix) außerordentlich reich sind an phosphorsaurem Kalk, wie sich leicht auf mikrochemischem Wege mittels Kalilauge nachweisen läßt. Auch hat ja schon vor längerer

Digitized by Google

Zeit Barfurth den Nachweis geliefert, daß bei Helix der in den Kalkzellen der Leber aufgespeicherte phosphorsaure Kalk bei der Schalenbildung Verwendung finden kann, wie sich besonders bei der Ausbesserung von Verletzungen des Gehäuses, sowie namentlich bei der Bildung des besonders phosphatreichen Winterdeckels (Epiphragma) zeigen läßt.

Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Körnern von Calciumphosphat geradezu vollgepfropft; je näher der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen als auch der in ihnen liegenden Kalkkörner ab. Barfurth hat sich von dieser Thatsache nicht nur mit dem Mikroskop, sondern auch durch quantitative Untersuchung überzeugt. Bestimmt man den Aschengehalt der bei 100° C getrockneten Lebersubstanz bei H. pomatia zu verschiedenen Jahreszeiten, so findet man sehr beträchtliche Schwankungen. Nach Barfurth beträgt bei eingedeckelten Individuen von Helix pomatia mitten im Winter der Aschengehalt der trockenen Lebersubstanz 10,26 Proz. Sobald aber die Tiere im Frühjahr den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapide. Barfurth fand im Mai 20,24 Proz., im September 25,72 Proz. Asche in der Trockensubstanz der Leber. Es scheint, daß die Schnecken Kalk nicht nur mit der gewöhnlichen Nahrung, sondern auch als solchen aufnehmen. So berichtet Leydig (Ueber Verbreitung der Tiere im Rhöngebirge etc., S. 118): „Die lebenden Schnecken benagen das leere Gehäuse oder bemächtigen sich des Kalkes wenigstens insoweit, daß nur das Chitinhäutchen übrig bleibt.“ Auch Clessin bemerkt, „daß unsere Gehäusemollusken ihr Kalkbedürfnis durch Belecken kalkhaltiger Erden und Steine ergänzen müssen und daß der mit der Nahrung aufgenommene Kalk unter keiner Bedingung hinreichend ist, das zum Hausbau nötige Material zu liefern“. Barfurth sah sowohl Arion empiricorum als auch H. pomatia in Schutt- und Aschehaufen und an alten Mauern Kalk fressen und beobachtete auch oft, daß H. pomatia den Rand der eigenen Schale abnagte, wenn sie nicht genug Nahrung hatte (l. c.).

Da nun, wie Barfurth fand, der hohe Aschen- (also auch Ca-) Gehalt der Leber im Herbste unmittelbar nach dem Eindeckeln wieder enorm (auf etwa 10 Proz.) herabsinkt, so liegt die Vermutung nahe, daß dies mit der durch die Bildung des Winterdeckels veranlaßten bedeutenden Ausschei-

Digitized by Google

dung von Kalk zusammenhängt, was um so wahrscheinlicher wird, wenn man berücksichtigt, daß gerade der Deckel im Gegensatze zur Schale einen beträchtlichen Gehalt an Ca-Phosphat zeigt. So enthält nach B. Wieke (Bronn's Klassen und Ordngn., S. 1187) das Epiphragma von Helix:

$CaCO_3$	86,75	Proz., die Schale dagegen	90,07	Proz.
$MgCO_3$	0,96	„	0,98	„
Phosphors. Erden	5,36	„	0,85	„
„ Eisen	0,15	„		
Kieselerde	0,35	„	1,15	„
Organ. Substanz	6,42	„	0,95	„

Auch Döring (Untersuch. über die chem. Zusammensetzung der Pulmonatenschalen, Dissert. Göttingen 1871, S. 33) fand im Epiphragma 5,8668 Proz. phosphorsauren Kalk und Barfurth 3,83 Proz. Phosphorsäure. Da nun in der Haut, bezw. im Mantelwulst, von welchem letzteren nicht nur die Schale, sondern auch der Deckel gebildet wird, für gewöhnlich kein Phosphat, sondern nur $CaCO_3$ sich findet, so wird man es mit Barfurth als wahrscheinlich betrachten müssen, daß das Phosphat des Deckels wesentlich aus dem Lebervorrat stammt, der ja ausschließlich aus Phosphat besteht. Zu Gunsten dieser Annahme spricht vor allem der Umstand, daß nach Barfurth der Mantel kurz vor dem Eindeckeln verhältnismäßig reich an Phosphorsäure ist, die sonst darin fast gänzlich fehlt, während die Leber entsprechend ärmer an Phosphaten geworden ist, und zwar zeigte sich, daß der Winterdeckel fast genau so viel Phosphorsäure enthält wie die aus der Leber verschwundenen anorganischen Bestandteile.

Es erhebt sich nun naturgemäß die Frage, ob der Kalkvorrat der Leber eventuell auch dem Schalenbau zu gute kommt, in welchem Falle freilich entsprechend der abweichenden Zusammensetzung der Schale, die ja fast nur $CaCO_3$ enthält, eine irgendwo stattfindende Umsetzung des Ca-Phosphates der Leber angenommen werden müßte. Barfurth hat auch diese Frage auf experimentellem Wege zu entscheiden versucht und gefunden, daß in der That der Kalkgehalt der Leber bei Helix pomat. eine erhebliche Verminderung erfährt, wenn der Bedarf des Tieres an Kalk steigt, indem man es durch teilweise Entfernung der Schale zwingt, die Schäden auszubessern. „Während bei normalen Sommertieren die Mineralbestandteile der Leber 25,72 Proz. der Trockensubstanz

Digitized by Google

ausmachten, betrugen sie bei 4 Tage vorher operierten Tieren nur noch **16,99** Proz.“ Kontrollversuche zeigten, daß das Absinken des Aschen-(Kalk-)Gehaltes nicht auf das Fasten der Versuchstiere zu beziehen ist. Barfurth, welcher die Meinung vertritt, daß das $CaCO_3$ der „Kalkdrüsen“ vorzugsweise dem Schalenbau dient, ist geneigt, dem Leberkalk unter normalen Verhältnissen hierfür nur geringe Bedeutung beizumessen und in demselben nur ein „Reservematerial, das in Fällen der Not zur Verwendung kommt“, zu sehen. Nun wird aber sicher die Hauptmasse des $CaCo_3$ aus den Kalkdrüsen in fester Form ausgeschieden und dem Schleime beigemischt, während die Schalenbildung ebenso sicher auf der Ausscheidung einer von bestimmten Epithelzellen bereiteten kalkhaltigen Lösung beruht, aus welcher das $CaCO_3$ erst nachträglich in bestimmten Formen auskrystallisiert. Schreibt man nun den Mantelepithelien die Hauptrolle bei der Schalenbildung zu, so muß diesen das Material und vor allem der Kalk irgendwie und irgendwoher zugeführt werden. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß hierbei vorwiegend der in der Haut selbst abgelagerte Kalk Verwendung findet, man müßte sonst wohl eine merkliche Abnahme desselben während des Gehäusebaues konstatieren können, wenn die betreffenden Individuen fasten. Daß, wie oft hervorgehoben wird, gerade der Mantelwulst, also die Stelle, wo die Schale anwächst, bei den Gehäuseschnecken besonders reich an Kalk- (resp. auch Schleim-)Drüsen ist, erklärt sich leicht, wenn man die Bedeutung des kalkhaltigen Schleimes als Schutz- und Verteidigungsmittel des gerade nur an dieser Stelle verwundbaren Tieres berücksichtigt. So erscheint es daher als das Wahrscheinlichste, daß mit dem Blute gelöster Kalk, der entweder direkt aus der Nahrung stammt oder aus den Kalkdepots (in erster Linie wohl der Leber), über welche das Tier verfügt, denjenigen Mantelpartien, welche Schalensubstanz ausscheiden sollen, zugeführt wird. Nach C. Schmidt (12) wäre der Kalk als „basisches Kalkalbuminat“ im Blute enthalten und würde durch die Thätigkeit der Epidermis teils als kohlensaurer Kalk ausgeschieden, teils als phosphorsaurer Kalk dem Organismus wieder zugeführt. Die Rolle des in der Haut und sonst im Bindegewebe (Gefäße) abgelagerten kohlensauren Kalkes dürfte eine nach Umständen ziemlich wechselnde sein. Das Wichtigste bleibt jedenfalls immer die Ausscheidung mit dem Schleim, der, wie es scheint, durch den Kalk zäher und fester wird. Schon Semper (l. c.) hat ferner darauf hingewiesen, daß „die dichteren Kalkmassen, wie

Digitized by Google

man sie namentlich auch im Fuße entwickelt antrifft, dazu bestimmt zu sein scheinen, der äußeren Haut eine gewisse Festigkeit zu verleihen", und BARFURTH deutet die Möglichkeit an, daß jene oben schon erwähnte Wanderung des in den Leber- und Eingeweidegefäßen der Nacktschnecken abgelagerten $CaCO_3$ im Herbste ebenfalls dem Zwecke dient, die Haut im Winter widerstandsfähiger zu machen. Vergleichende Bestimmungen des Kalkgehaltes der Haut im Sommer und Winter liegen leider nicht vor. Wenn man die außerordentlich bedeutenden Verluste an Kalk berücksichtigt, welche die Landschnecken gerade während der Zeit regster Lebensthätigkeit erleiden, so wird es verständlich, daß sich Kalk an allen irgend verfügbaren Stellen gespeichert findet. Es erscheint daher auch die Annahme SEMPER's (l. c. S. 380) keineswegs unwahrscheinlich, daß, wie die Leber, so auch das Bindegewebe als „eine kalkführende Vorratskammer anzusehen sei, die in Zeiten der Not und des Mangels von ihren aufgespeicherten Schätzen hergeben muß zum Gedeihen des Besitzers".

In wesentlichen Punkten dürfte sich der Prozeß der Schalenbildung bei den im Wasser lebenden Mollusken kaum abweichend gestalten, obwohl ja der besonders bei sehr vielen Lamellibranchiern ganz verschiedene Bau der Schalen auf gewisse Verschiedenheiten hinweist. Auch hier scheint die Leber vielfach als Kalkdepot zu fungieren, denn „Kalkzellen" finden sich nach FRENZEL in außerordentlich großer Verbreitung. Bei Paludina fand LEYDIG Kalk in Form kugeliger Konkretionen in Bindesubstanzzellen der Haut abgelagert (Lehrb. d. Histol., S. 104), und auch bei Muscheln sollen im Mantelgewebe reichlich Kalkkörnchen enthalten sein (PAGENSTECHER, Allgem. Zool., Bd. IV, S. 493). Nach SEMPER finden sich in dem den Magen umgebenden Bindegewebe bei Lymnaeus stagnalis reichlich Zellen, welche $CaCO_3$ in Form von ziemlich großen rundlichen oder ovalen. unkrystallinischen Konkrementen erhalten (Z. f. wiss. Zool. Bd. VIII, S. 362, Fig. 3).

Eine physiologische Erklärung der Schalenbildung der Muscheln, wie sie auf Grundlage der Sekretionstheorie stattfinden soll, hat schon v. HESSLING zu geben versucht. Nach ihm zerfällt der aus dem Innern des Tieres stammende, schalenbildende Stoff bei seiner Absetzung auf der Oberfläche des Mantels durch die Kohlensäure des Wassers in unauflösliches Conchiolin und in kohlensauren Kalk. Die oft polygonale Zeichnung der

Digitized by Google

Häutchen soll durch das Zusammenfließen der einzelnen, von den Zellen ausgeschiedenen Albuminattröpfchen entstanden sein.

Aehnlich äußert sich auch PAGENSTECHER (Allgem. Zool., Bd. IV, S. 493), welcher glaubt, daß das Sekret, welches zum Zwecke der Schalenbildung geliefert wird, sich durch einen besonders hohen Kalkgehalt auszeichnet, und hält es mit Rücksicht auf das Verhalten des Calciumkarbonates und der Eiweißkörper in Bezug auf Kohlensäure (? B.) „im allgemeinen für begreiflich", daß aus der abgesonderten Flüssigkeit „sich der Kalk zum Teil aussondert, während der organische Anteil mit Festhaltung eines anderen Teiles des Kalkes hautartig fest wird", „wenngleich die Einzelheiten des chemischen Vorganges nicht übersehbar sind".

Besondere Bedeutung für die einschlägigen Fragen kommt aus älterer Zeit den Arbeiten von C. SCHMIDT zu (12), der schon im Jahre 1845 ausgedehnte Experimente über die physiologisch-chemischen Vorgänge bei der Schalenbildung anstellte und dabei zu Resultaten gelangte, die noch heute unser volles Interesse verdienen. Vergleicht man die klaren und unzweideutigen Auseinandersetzungen SCHMIDT's mit vielen später geäußerten Anschauungen über denselben Gegenstand, so kann es nicht zweifelhaft sein, welche mehr Beachtung verdienen. Es sei gestattet, hier nur auf einige Punkte der SCHMIDT'schen Untersuchung hinzuweisen, die mit Rücksicht auf das bereits Mitgeteilte von besonderer Bedeutung sind. Bei der Analyse des Mantelgewebes vom Anodonta und Unio ergab sich stets ein enormer Gehalt an phosphorsaurem Kalk (über 14 Proz.), während der zwischen Schale und Mantel enthaltene formlose Schleim beim Einäschern fast nur kohlensauren Kalk zurückließ. Da solcher Schleim mit Säuren nicht aufbraust, „Oxalsäure jedoch sogleich einen dicken, weißen, aus oxalsaurem Kalk und Albumin bestehenden Niederschlag hervorbrachte", schloß SCHMIDT auf das Vorhandensein einer löslichen, leicht zersetzbaren Verbindung von Kalk und einem Eiweißkörper, die er als „basisches Kalkalbuminat" bezeichnet. Dieses sollte nun „als formlose Masse gegen die Schale hin abgesondert werden, um als solches fast unorganisiert, den Gesetzen der Krystallisation folgend, zur Verdickung derselben beizutragen", während Calciumphosphat wieder in den Kreislauf zurückkehren sollte. Man wird diesen zunächst rein hypothetischen Annahmen eine besondere Bedeutung

Digitized by Google

nicht beizumessen brauchen und doch die Wichtigkeit des Nachweises so großer Mengen von Calciumphosphat im schalenbildenden Mantelgewebe anerkennen müssen, besonders in Hinblick darauf, daß, wie ich gezeigt habe, vorzugsweise phosphorsaurer und nicht kohlensaurer Kalk primär beim Schalenwachstum von Helix und Anodonta abgelagert wird.

Damit ist auch die neuerdings von Moynier de Villepoix vertretene Ansicht widerlegt, die sonst ganz plausibel klingt. Er glaubte, daß der Kalk, mit Eiweißsubstanzen gemengt, im schalenbildenden Sekrete enthalten sei und zwar gelöst als doppeltkohlensaures Salz. („Le carbonate de chaux absorbé par l'animal ou résultant de la décomposition dans l'organisme des sels de chaux absorbés, doit s'accumuler dans les cellules épithéliales de celui-ci d'où il est expulsé au dehors, en mélange avec l'albumine, sous forme de mucus. Mais encore faut-il que ce carbonate soit sous une forme soluble. Il m'a paru simple et conforme aux procédés habituels de la nature, d'admettre que c'est à la faveur de l'acide carbonique provenant des combustions de l'organisme, que le sang peut se changer du carbonate calcaire, qu'il transporte ainsi dissous, jusqu'aux cellules épithéliales. Le mucus une fois déversé au dehors par ces dernières, la cristallisation du calcaire ne serait plus qu'une question de séparation moléculaire: la dissociation du bicarbonate en dissolution dans le liquide devant forcément amener la cristallisation du carbonate en mélange avec l'albumine à l'etat de calcosphérites de formes variables.")

Man sieht, daß wir weiter denn je davon entfernt sind, die Ablagerung von kohlensaurem Kalk seitens tierischer Organismen als eine „einfache chemische Reaktion" zu begreifen, und daß es sich hier wie in so vielen anderen Fällen offenbar um sehr verwickelte chemische Prozesse der lebendigen Zellen handelt, als deren Endresultat kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk in bestimmtem Mischungsverhältnis auftritt[1]). Dagegen dürfen wir vielleicht schon jetzt behaupten, daß einige Aussicht besteht, die zum Teil höchst komplizierten Strukturen der Molluskenschalen zu

1) Vergl. meinen inzwischen im Biolog. Centralblatt (1901, S. 343) erschienenen Aufsatz „Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer". Die dort beschriebenen Krystalle habe ich seither auch aus dem Blute von Helix pomatia erhalten.

deuten, ohne einen direkten gestaltenden Einfluß der lebendigen Zellen anzunehmen. Wenn ich also auch durchaus auf dem Standpunkt stehe, mit STEINMANN die Schalenbildung in dem Sinne nicht als einen unmittelbaren vitalen Prozeß anzusehen, als die feste Mineralsubstanz ihre specifische Form unabhängig vom lebenden Plasmakörper und außerhalb desselben erhält, so muß doch andererseits auf das nachdrücklichste betont werden, daß ohne allen Zweifel jeder durch eine besondere Struktur ausgezeichneten Schalenschicht auch ein besonders geartetes, von besonderen Zellen bereitetes Sekret entspricht, aus dem sich unter Bedingungen, die zur Zeit noch nicht hinlänglich klargestellt erscheinen, aber jedenfalls nichts mit einer durch Fäulnis bewirkten Eiweißzersetzung zu thun haben, jene charakteristischen Formen ausscheiden.

Wenn irgendwo, so hat hier die entwickelungsmechanische Richtung Aussicht auf Erfolg, und ich hoffe die Beweise dafür in einer nächsten Mitteilung über künstliche Erzeugung von Schalenstrukturen zu liefern.

Digitized by Google

Litteraturverzeichnis.

1) John Murray and Rob. Irvine, Coral reefs and other carbonate of lime formations in moderne seas. Nature, Vol. XLII, 1890.
2) Curt Herbst, Z. f. wiss. Zool., Bd. LV, 1892, und Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, XI.
3) Forchhammer, On the composition of sea water. Philosoph. Transact., Vol. CLV, 1865.
3a) W. S. Anderson, The solubility of carbonate of lime in fresh and sea water. Proc. Roy. Soc. Edinb., Vol. XVI, 1889.
4) Irvine and Woodhead, Secretion of carbonate of lime by animals. Proc. Roy. Soc. Edinb., Vol. V, No. 16.
5) G. Rose, Ueber die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1858.
6) Moynier de Villepoix, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. XXVIII, 1892.
7) W. v. Nathusius-Königsborn, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, Berlin 1877.
8) v. Gümbel, Ueber die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Brief an Dames, in Z. d. D. Geolog. Ges., 1884.
9) Ehrenbaum, Zeitschr. f. wiss. Zool., 1885.
10) Thiele, Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893. (Ueber die Molluskenschale.)
11) F. Müller, Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beitr. von A. Schneider, 1885.
12) C. Schmidt, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere, 1845.
13) Valentin, Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Lichte, 1861.
14) V. v. Ebner, Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig 1882.
15) — Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. XCV, 1. Abt., 1887, März-Heft.
16) Longe et Mer, Compt. rend. de séanc. de l'Acad. d. Sc., 1880.
17) Gräfin M. v. Linden, Entwickelung der Skulptur und Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1896.
18) P. Harting, Recherches de morphol. synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam 1872.
19) T. Tullberg, Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Schwed. Akad. d. Wiss., 1881.

Digitized by Goog

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Flächenschliff durch die Prismenschicht von Pinna; zwischen den großen farblosen liegen vereinzelt kleine schwarze Prismen („black cells" Carpenter's).

Fig. 2. Flächenschliff durch die Prismenschicht von Anodonta, nahe der Schalenoberfläche; die dunklen Prismen sind hier in der Ueberzahl.

Fig. 3. Querschliff durch die Prismenschicht von Meleagrina margaritifera, sehr deutliche Querstreifung, zahlreiche auskeilende Prismen; a Perlmuttersubstanz, im Querschnitt gesehen; b „Füßchen" der Prismen.

Fig. 4. Flächenschliff durch gekerbte (gelappte) Prismen von Anodonta.

Fig. 5. Isoliertes Prisma von Pinna mit deutlicher Querstreifung und Kannellierung.

Fig. 6. Flächenschliff durch die Prismenschicht von Pinna, entkalkt.

Tafel II.

Fig. 7. Einige entkalkte Prismen von Meleagrina (Zeiß A, 4).

Fig. 8. Teil eines entkalkten Prismas von Meleagrina, stärker vergrößert (Zeiß D, 4); Spalten und Vakuolen in der Wandsubstanz.

Fig. 9a und b. Aus einem entkalkten Flächenschliff durch gelappte Prismen von Anodonta; Schichtung in der Querrichtung und organische Längssepten (Zeiß D).

Fig. 10. Auflösung einer auskeilenden Prismenlage in ein System mäandrischer, von organischer Substanz (Conchiolin) durchsetzter Kalkwülste.

Fig. 11. Tangentialschliff (Flächenschliff) durch Perlmutter von Anodonta.

Fig. 12. Querschnitt durch Mantelrand, Periostracum und Prismenschicht am Schalenrande einer jungen Anodonta; Ursprung des Periostracums (*P*) in der unteren Mantelfalte (*a*); zwischen der jungen Prismenschicht (*pr*) und der Oberfläche des sie bildenden Epithels (*e*) der oberen Mantelfalte, liegt eine Schicht erhärteten, amorphen Sekretes, welches noch deutlich die Abdrücke der absondernden Epithelzellen erkennen läßt (*s*). (Nach Moynier de Villepoix.)

Digitized by Google

Fig. 13. Prismenentwickelung bei Anodonta.
Fig. 14a. Ebensolches Präparat, entkalkt.
Fig. 14b. Aeltere Prismen, entkalkt und im optischen Querschnitt gesehen. Sehr deutliche Schichtung, die einzelnen Schichten als konzentrische Kreise erscheinend.

Tafel III.

Fig. 15. Junger Schalenrand von Anodonta. Entwickelung der Prismen, die linke Hälfte des Präparates in gewöhnlichem Lichte, die rechte zwischen gekreuzten Nicols gesehen; Sphäritenkreuze.
Fig. 16. Dünner Flächenschliff durch die Prismenschicht von Anodonta zwischen gekreuzten Nicols; Sphäritenkreuze und Schichtungsringe.
Fig. 17. Stück einer ganz jungen Austernschale; Mosaik großer Sphäriten in der homogenen organischen Grundlage (Periostracum).
Fig. 17a. Ein einzelner solcher Sphärit in gewöhnlichem Lichte.
Fig. 18. Helix aspersa. Schalenrand eines ganz jungen wachsenden Exemplares im polarisierten Lichte (gekreuzte Nicols), abwechselnd helle und dunkle Zonen (Anwachsstreifen).
Fig. 19. Ein Teil einer hellen Zone desselben Präparates, stark vergrößert (Zeiß D, 4); dunkle und helle stalaktitenförmige Kalkgebilde (gekreuzte Nicols).
Fig. 20. Flächenansicht der innersten Kalkschicht von Helix pomatia. Dünnschliff zwischen gekreuzten Nicols: helle und dunkle verzweigte Bänder als Ausdruck auf der schmalen Kante stehender Kalkplättchen, die entsprechend verzweigt (aufgesplittert) und ineinander verfalzt sind (Zeiß C, 3).
Fig. 21. Helix pomatia. Sphäritennetz von einem neugebildeten Schalenrand, der, im Wachsen begriffen, teilweise zerstört worden war.
Fig. 22. Helix pomatia. 3 ziemlich große Sphäriten aus einer 2 Tage alten regenerierten Schalenpartie.

Tafel IV.

Fig. 23. Mitra cucumerina. Die eine Hälfte eines Längsschliffes durch die Spindelachse; die 3 Schichten der Schale am Rande deutlich zu sehen (10mal vergr.).
Fig. 24. Mitra cucumerina. Das zwischen den Linien *a* und *b* eingeschlossene Stück der Schalenwand stärker vergrößert (Zeiß C, 3); äußere und innere Blätterschicht; die einzelnen Plättchen erscheinen hier, von der Kante gesehen, als schmale, abwechselnd hellere und dunklere Bänder (*a* und *i*); in der mittleren Blätterschicht (*m*), deren Elemente von der Fläche gesehen werden, treten die sich kreuzenden Kalkfasern benachbarter Plättchen deutlich hervor.

Fig. 25. Teil der inneren und mittleren Blätterschicht des vorigen Präparates, noch stärker vergrößert (Zeiß D, 3); die abwechselnde Längsfaserung und Punktierung der benachbarten Plättchen tritt deutlich hervor, ebenso der Uebertritt von Kalkfibrillen aus einer in die andere Schicht.

Fig. 26. Teil desselben Präparates, bei schräger Beleuchtung gezeichnet, um die Querstreifung (Bündelbildung) innerhalb der punktierten Plättchen zu zeigen.

Fig. 27. Oliva peruviana. Teil eines Querschliffes der Schalenwand. In der Mitte die mittlere Blätterschicht, deren Elemente hier von der Kante gesehen werden, beiderseits begrenzt von der äußeren resp. inneren Blätterschicht, deren Elemente hier im Gegensatz zu Fig. 24 von der Fläche gesehen werden und daher dieselben Streifensysteme erkennen lassen wie jene der mittleren Blätterschicht in Fig. 24.

Fig. 28. Helix pomatia. Teil eines wachsenden Schalenrandes nach Behandlung mit Karminlösung, bei schwacher Vergrößerung gezeichnet; am freien Rande (*a*) Beginn der parallel nebeneinander verlaufenden Hohlrinnen mit den eingeschlossenen Fasersträngen.

Fig. 29. Helix pomatia. Gleiches Präparat wie Fig. 28. Teil von 2 Fasersträngen, stark vergrößert, mit dazwischen liegender Epithelzeichnung des Periostracums.

Tafel V.

Fig. 30. Helix pomatia. Junger, wachsender, häutiger, noch rein organischer Schalenrand; Anfang von 3 Hohlrinnen mit Körnchenzügen; dazwischen das längs- und quergerippte Periostracum (Zeiß D, 3).

Fig. 31. Helix pomatia. Teil eines mit spindelförmigen Körperchen erfüllten Hohlkanales vom jungen, wachsenden Schalenrande.

Fig. 32. Helix pomatia. Teil vom Schalenrande eines ganz jungen, dem Ei entnommenen Exemplares; Mosaik von großen Scheibchen aus phosphorsaurem Kalk; die dunklen, unregelmäßigen Schollen bestehen aus kohlensaurem Kalk (Zeiß D, 3).

Fig. 33. 2 Scheibchen des vorigen Präparates, stark vergrößert (Zeiß, Apochrom).

Fig. 34. Helix pomatia. Erster Beginn der Kalkablagerung am wachsenden Schalenrande: sehr kleine Scheibchen von Calciumphosphat (Zeiß, Apochrom.).

Fig. 35. Lymnaeus stagnalis. Entwickelung der zweiten (inneren) Stalaktitenlage, die sich mit der ersten rechtwinklig kreuzt. Flächenansicht der jungen Schale (Zeiß D, 3).

Fig. 38. Helix pomatia. Innerste Schicht eines an Stelle einer Verletzung neugebildeten (2 Wochen alten) Schalenstückes, a im gewöhnlichen, b im polarisierten Lichte (zwischen gekreuzten Nicols). Dünnschliff. Vergl. Beschreibung im Text. (Zeiß D, 3.)

Digitized by Google

Tafel VI.

Fig. 36. Querschnitt durch den Mantelwulst von Helix aspersa nach Moynier de Villepoix; man sieht die Falte, in welcher das Periostracum entspringt, *w* die drüsige Zellenlage, welche wahrscheinlich die erste Anlage der Kalkschicht liefert.

Fig. 39. Ein gleiches Präparat von Helix pomatia; etwas ältere Ausbesserung (4 Wochen).

Fig. 37 und 37a. Helix pomatia. Mosaik großer, gegeneinander abgeplatteter Sphäriten in der zuerst gebildeten Deckschicht einer Schalenverletzung.

Fig. 40. Rhomboëdrische Krystalle von kohlensaurem Kalk, nach 1 Tag an Stelle einer Verletzung an der Manteloberfläche gebildet (Helix pomatia).

Fig. 41. Helix pomatia. Innerste Schicht eines an Stelle einer Verletzung neugebildeten (6 Wochen alten) Schalenstückes. Typische Bänder- (Blätter-)Struktur, wie an der ganz normalen Innenschicht (Zeiß C, 4).

Fig. 42. Limax (agrestis?). Stück des Schälchens, schwach vergrößert (Zeiß A, 3).

Fig. 43. Partie desselben Präparates, stärker vergrößert (Zeiß C, 4).

Digitized by Google

Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der Proboscis bei den Polychäten.

Von

Hans Wallengren,
Lund (Schweden).

Hierzu Tafel VII und VIII.

In jüngster Zeit sind zwar eine Menge Untersuchungen über das periphere Nervensystem und die damit im Zusammenhang stehenden Sinnesorgane unternommen worden, aber nur wenig Aufmerksamkeit hat man diesen Verhältnissen in der Proboscis gewidmet. Man kann allerdings a priori vermuten, daß in diesem Organe, das bei vielen Gattungen mit gut entwickelten Papillen von verschiedener Form und Größe versehen ist, und welches einleuchtend einige wichtige Funktionen bei dem Ergreifen und bei der Untersuchung der Nahrung zu erfüllen hat und außerdem wahrscheinlich auch als Verteidigungswaffe dient, ein hoch entwickeltes peripheres Nervensystem mit Sinneszellen zu finden ist.

Schon von früheren Autoren werden in der Proboscis einzelner Polychäten Bildungen erwähnt, welche als Sinnesorgane gedeutet worden sind. So z. B. giebt Claparède[1]) an, daß bei Nephthys scolopendroides die breiten, größeren Papillen, die um die Mündung der Proboscis sitzen, an ihrer Basis und bis gegen ihre Mitte mit langen, feinen Borsten versehen sind. Der Nerv im Innern der Papille zerfasert sich pinselförmig, und diese feinen Nervenfasern gehen nach außen unmittelbar unter die dünne Cuticula und stehen, wie dieser Autor glaubt, in Ver-

1) Les Annélides chaetopodes du Golfe de Naples. Mémoires de la Soc. de Phys. et d'Histoire natur. de Genève, T. XIX, 1868, p. 487.

Digitized by Google

bindung mit den Borsten. Zwischen diesen Nervenfasern hat Claparède auch ovale Kerne gesehen.

Von Halla und Lumbriconereis erwähnt Spengel[1]) in den Mundwülsten becherförmige Organe, welche als Schmeckorgane gedeutet werden, und Eisig[2]) beschreibt ähnliche von den Capitelliden, wo sie in der Proboscis, am Kopfe und diffus verbreitet an den übrigen Körpersegmenten vorhanden sind.

In letzter Zeit hat E. Jourdan[3]) die Innervation der Proboscis bei Glycera beschrieben und berücksichtigt hierbei auch den Bau der Papillen. In diesen unterscheidet er zwei Arten Zellen, teils solche, welche die Papillen bilden, also indifferente Epithelzellen, zwischen welchen jedoch keine deutliche Grenze zu sehen ist, und teils Sinneszellen. Diese letzteren, nur 3 oder 4 an der Zahl, sind spindelförmig mit einem ovalen Kerne und liegen in der Mitte der Papille, ihre ganze Länge durchsetzend, und stehen nach außen mit einer porenförmigen Oeffnung in der Spitze der Papille in Verbindung. Unten sind sie fadenförmig ausgezogen und verbinden sich wahrscheinlich mit den Nervenfasern.

Mit modernen Methoden hat Retzius[4]) das periphere Nervensystem verschiedener Polychäten untersucht, besonders bei Nereis diversicolor, und gezeigt, daß bei ihnen spindelförmige Sinneszellen über der ganzen Körperfläche in oder unter dem Epithel vorhanden sind. Auch von der Mundhöhle und dem Pharynx erwähnt er solche Zellen.

Ch. Gravier[5]) hat ferner in einer Untersuchung über die Innervation der Proboscis bei den Glyceriden einige Bildungen beschrieben, welche er als Augen gedeutet hat. An gewissen Stellen ist das Epithel verdickt, einen nach unten stark hervortretenden Körper bildend, welcher nach außen mit einer kleinen

---

1) Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel, Bd. III, Leipzig 1882, S. 22.

2) In Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie XVI.

3) L'innervation de la trompe des Glycères: Compt. Rend. des Séanc. de l'Acad. d. Sc., Paris, T. CXII, 1891, p. 883.

4) Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biol. Untersuch., N. F. Bd. IV, 1892, S. 1—10. — Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Biol. Untersuch., N. F. Bd. VII, S. 1—81, T. 2, 3.

5) Sur le système proboscidien des Glycériens. Compt. Rend. des Séanc. de l'Acad. d. Sc., Paris, T. CXXVI, 1898, p. 1819.

Digitized by Google

Einsenkung versehen ist. Die Zellen dieses Körpers, besonders die central gelegenen, sind viel höher, flaschenähnlicher als die umliegenden Epithelzellen und von einem klaren, mehr durchscheinenden Aussehen. Der Kern liegt im unteren Teile der Zellen, der mehr oder weniger pigmentiert ist. Dieses Organ liegt auf einem reichen Nervenpolster und kann bezüglich seines Baues mit den Augen gewisser Anneliden verglichen werden.

In einer Abhandlung über das centrale und periphere Nervensystem bei 2 Maldaniden, Axiothea torquata und Clymene producta, hat neuerdings M. Lewis[1]) auch dermale Sinnesorgane beschrieben. Sie sind auf gewissen Teilen des Körpers in Gruppen oder Zonen vereinigt und außerdem auch diffus über der ganzen Körperfläche verbreitet. Auch in den longitudinalen Rippen der Proboscis finden sie sich zahlreich. Wie einige frühere Autoren hat auch sie beobachtet, daß die Cuticula gerade über diesen Organen verdünnt ist und von einer Anzahl von 9 oder 10 feinen Poren durchbrochen ist. Die Sinneszellen, ca. 12, sind von dem spindelförmigen, bipolären Typus, ähnlich denjenigen, welche Retzius von Nereis beschrieben hat. Sie senden ihre peripheren Ausläufer durch die Poren der Cuticula hindurch und treten als feine Härchen nach außen hervor. Nach innen gehen die Zellen mit ihren proximalen Ausläufern in Nervenfasern über, welche nach dem nervösen Centralorgan ziehen.

Während eines Aufenthaltes in der Zoologischen Station bei Kristineberg in Bohuslän unternahm ich schon im Sommer 1897 eine Untersuchung über die Innervation der Proboscis bei einigen Polychäten unter Anwendung der Ehrlich'schen Methylenmethode und fand gleich, daß die dortigen Sinneszellen mit ihren nervösen Ausläufern sich sehr schön färbten. In Erwartung, daß eine günstige Gelegenheit, diese Untersuchungen weiter durchzuführen und zu erweitern, sich später darbieten würde, haben sie so 4 Jahre lang gelegen, aber da nun immer andere Arbeiten meine Zeit in Anspruch nehmen, fühle ich mich veranlaßt, sie so zu publizieren, wie ich sie zu jener Zeit gemacht habe.

Ein ziemlich reichhaltiges Untersuchungsmaterial stand mir zu Gebote. Ich erwählte indessen als besonders geeignete Objekte Phyllodoce maculata L., verschiedene Nephthys-Arten,

1) Studies on the central and peripheral nervous system of two polychaetous Annelids. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sc. (Boston), Vol. XXXIII, p. 226—268.

Digitized by Google

Glycera capitata Örst., alba Rathke und Goësii Mgrn. und Goniada maculata Örst. Von einer 0,1-proz. Methylenlösung wurden ca. 5 ccm subcutan injiziert, wonach ich den Wurm ca. 5 Minuten liegen ließ. Die Proboscis wurde dann auf einem Objektträger auspräpariert und während 10—15 Minuten in einen Eisschrank mit einer Temperatur von ca. + 4° C gestellt. Die Nervenelemente waren dann im allgemeinen sehr schön gefärbt. Die Präparate wurden teils frisch, teils nach Fixierung mit Ammoniumpikrinat nach Dogiel oder nach Behandlung mit Ammoniummolubdat nach Bethe untersucht.

Bei den oben erwähnten Polychäten ist die Proboscis mit einer großen Menge oft nahe bei einander sitzender Papillen versehen, welche immer eine verschiedene Form bei den verschiedenen Gattungen und auch bei einigen Arten derselben Gattung darbieten.

Phyllodoce maculata hat die Papillen der Proboscis in 12 deutlichen Längsreihen geordnet, welche in 2 Gruppen liegen, 6 auf jeder Seite der Proboscis, voneinander durch eine ziemlich breite papillenfreie mediodorsale und -ventrale Zone gesondert. Die Papillen sind bei dieser Gattung von einer breit gerundeten, plattenähnlichen Form.

In diesen Papillen finden sich sehr zahlreich radiär geordnete, spindelförmige, bipoläre Sinneszellen von demjenigen Typus, welchen Retzius von Nereis beschrieben hat (Fig. 1). Sie liegen gewöhnlich subepithelial und strecken ihre peripheren Ausläufer, welche, wie es mir schien, feiner als diejenigen bei Nereis sind, zwischen die Epithelzellen hinauf in und wahrscheinlich auch durch die Körpercuticula. Im allgemeinen findet man, daß sie in ihrer Spitze mehr oder minder keulenförmig verdickt sind. Die proximalen Ausläufer der sämtlichen Zellen laufen nach unten zusammen, eine breite Nervenfaser bildend, welche in die Wand der Proboscis hineingeht, um sich hier mit einem unter der Papillenreihe liegenden größeren Nervenstamme zu vereinigen. Unmittelbar vor der Vereinigungsstelle dieser beiden Nerven sind die von den einzelnen Papillen kommenden Faserbündel gewöhnlich mehr oder minder angeschwollen oder aufgelockert. Es ist mir indessen nicht gelungen, in dieser Anschwellung die einzelnen Nervenfasern zu verfolgen, jedoch finde ich es wahrscheinlich, daß sie sich hier wie bei Glycera verzweigen, und daß diese Erweiterung dadurch entstanden ist. Bei Phyllodoce waren indessen immer so viele Sinneszellen mit ihren proximalen Aus-

Digitized by Google

läufern gefärbt, und die feinen Nervenfasern liegen miteinander so verschlungen, daß es unmöglich zu entscheiden war, wie sie sich hier verhalten.

Außer den peripheren Ausläufern der bipolären Sinneszellen findet man oft auch andere feine Fasern, die, von der Basis der Papillen kommend, in denselben hinaufsteigen (Fig. 1 *n* und Fig. 2). Diese Nervenfasern sind indessen gewöhnlich verzweigt, oft sogar ziemlich reich, und ihre feinen Aestchen dringen zwischen den Epithelzellen hindurch. Ob diese aus sensorischen Ganglienzellen herrühren, welche in dem Centralorgane liegen, oder nur Ausläufer von peripheren, aber tiefer in der Probosciswand liegenden bipolären Sinneszellen sind, habe ich nicht vollkommen entscheiden können. Indessen sieht man oft zwischen den Fasern in den unter den Papillenreihen liegenden Nerven einige bipoläre Zellen (Fig. 1 *n. S*), und es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß die erwähnten feinen Fasern aus diesen herrühren.

An der Mündung der Proboscis stehen die von den Papillenreihen kommenden Nerven durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung miteinander und verschwinden zuletzt in den dort gelegenen, viel verzweigten subcutanen Nervenbündeln. Hier finden sich auch in den polsterförmigen Erhöhungen zahlreiche bipolare Sinneszellen und außerdem auch freie Nervenendigungen (Fig. 1 *M.P*).

Sehr oft färben sich auch einige kürzere und breitere Zellen stark blau, welche unmittelbar unter der Cuticula des Körpers liegen (Fig. 1 und 3). Nach außen sind sie gewöhnlich etwas erweitert, in ihrem inneren Ende aber zugespitzt und laufen in 2 feine Fäden aus. Der Nucleus ist rund. Diese Zellen sind ohne Zweifel indifferente Epithelzellen, und sie stimmen auch in ihrer Form ziemlich genau mit den Epithelzellen bei Axiothea torquata überein, wie Lewis diese beschrieben und abgebildet hat. Diejenigen, welche Retzius von Nereis beschrieben hat, scheinen schmäler zu sein und haben breitere, aber kürzere basale Ausläufer. Bemerkenswert scheint mir jedoch, daß die Ausläufer dieser Zellen bei Phyllodoce so lang sind und tief gegen das Centrum der Papillen gehen und sich mit den dortigen Nervenfasern vermischen.

Mit den oben erwähnten Verhältnissen stimmt die Anordnung der Sinneszellen bei Nephthys am nächsten überein. Bei dieser Gattung aber haben indessen, wie bekannt, die Papillen, die auch in Längsreihen geordnet sind, eine abweichende Form, indem sie konisch, gegen die Spitze stark ausgezogen sind. Diejenigen,

Digitized by Google

welche um die Mündung der Proboscis sitzen, sind groß und haben 2 Spitzen, die eine, gerade bei der Kante der Mündung gelegen, mehr abgestumpft, die andere dagegen spitz ausgezogen. Die übrigen Papillen, welche auf der ausgestülpten Proboscis hinter den vorigen sitzen, werden immer kleiner und die letzten ganz klein.

Die Sinneszellen in diesen sämtlichen Papillen sind alle ganz schmal und langgestreckt und haben verhältnismäßig längere periphere Ausläufer als dieselben Zellen bei der vorigen Gattung (Fig. 4). Sie liegen indessen auch hier radiär angeordnet und, wie RETZIUS von Nereis erwähnt hat, teils subepithelial und teils auch zwischen den Epithelzellen. Ihre peripheren Ausläufer gehen entweder rechtwinklig gegen die Cuticula hinauf und durchsetzen sie so, oder auch, wie man es oft sehen kann, treffen sie die Cuticula unter einem spitzigeren Winkel. In diesem letzten Falle biegen sie sich an der Basis der Cuticula ein wenig um, so daß sie dieselbe rechtwinklig durchsetzen. Eine ähnliche Biegung der Spitze der Ausläufer hat auch RETZIUS von Nereis abgebildet (Pl. 1, Fig. 2 und 4). Die meisten Sinneszellen in den Papillen sind von derselben Größe, indessen sieht man jedoch in der Basis der größeren an der Proboscismündung sitzenden Papillen immer einige Zellen, die erheblich größer sind als die übrigen und sehr lange periphere Ausläufer haben, welche, die ganzen Papillen durchsetzend, bis in die Spitze derselben gehen (Fig. 4 *g. S*).

Die peripheren Ausläufer scheinen, wie bei der vorigen Gattung, in ihrer Spitze, welche die Cuticula durchsetzt, mehr oder minder verdichtet oder trichterförmig erweitert zu sein (Fig. 5a). Bisweilen habe ich indessen beobachtet, daß sie, bevor sie in die Cuticula hineindringen, sich in 2 Zweige teilen (Fig. 5b). Eine ähnliche Verzweigung hat auch RETZIUS von den Fühlern bei Lepidonotus erwähnt, und man kann übrigens in einigen seiner Abbildungen von Sinneszellen bei Nereis auch eine solche sehen.

Die proximalen Ausläufer gehen central nach der Mitte der Papille und laufen zu einem kleinen Nerven zusammen, welcher sich mit dem unter den Papillenreihen entlang gehenden Nerven vereinigt (Fig. 4). Hier habe ich jedoch niemals eine solche Erweiterung in den von den einzelnen Papillen kommenden Nervenfaserbündeln wie bei Phyllodoce gesehen, und es scheint, als ob die Ausläufer der Sinneszellen vollkommen ungeteilt nach unten gehen. Wenigstens habe ich niemals eine Verzweigung ge-

Digitized by Google

sehen, auch nicht bei denjenigen Fasern, welche ich ziemlich weit verfolgen konnte. Wie bei Phyllodoce verästeln sich auch hier die Nerven, welche von dem papillentragenden Teile der Proboscis kommen, an ihrer Mündung und verlieren sich unter den zahlreichen subcutanen Nervenbündeln.

Wir finden also, daß bei diesen beiden Gattungen in den Papillen zahlreiche einzeln liegende Sinneszellen, wie in der Haut und den appendikulären Körperanhängen bei Nereis, vorhanden sind. Ob auch andere multicelluläre Sinnesorgane vorkommen, welche zu den sog. becherförmigen Organen gerechnet werden können, darf ich zwar nicht ohne weiteres verneinen. Es liegt nämlich nicht ganz außerhalb des Bereiches der Möglichkeit, daß sie sich nicht gefärbt haben und darum nicht zum Vorschein gekommen sind, aber es scheint mir jedoch sehr unwahrscheinlich. Was ich indessen mit voller Sicherheit behaupten kann, ist, daß diese hier erwähnten Zellen nicht Teile von solchen multicellulären Organen sind, sondern wirklich einzeln liegende Sinneszellen, in voller Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, welche von Retzius bei Nereis in der Körperhaut beobachtet sind. Lewis scheint nämlich zu der Annahme zu neigen, daß diese Sinneszellen bei Nereis einzelne gefärbte Zellen aus solchen multicellulären Organen sein könnten, welche er von Axiothea und Clymene beschrieben hat.

Die Gattung Glycera hat auf der Proboscis eine sehr große Anzahl oft ganz dicht bei einander sitzender, kleiner Papillen von einer schmäleren und ausgezogenen Form. Zwischen diesen finden sich indessen einzelne, ziemlich weit voneinander gelegene breitere und gegen die Spitze mehr abgerundete Papillen (Fig. 6). Bei Gl. alba sind die ersterwähnten an ihrer Spitze sehr charakteristisch ausgebildet, indem sie mit einer starken, chitinisierten Scheibe versehen sind, welche am Rande etwas leistenförmig verdickt und umgebogen ist (Fig. 7). Diese Scheibe ist schräg gestellt dadurch, daß sie an der einen Seite der Papille etwas mehr nach unten gegen die Basis der Papille befestigt und an der entgegengesetzten in zwei abgerundete Partien ausgezogen ist, zwischen welchen die Spitze der Papille sich oft ganz beträchtlich erhebt. Hierdurch erhalten die Papillen auch das Aussehen, als wären sie in ihrer Spitze schräg abgeschnitten (Malmgren, Arwidsson u. a.).

In diesen schmalen Papillen finden sich bei den Glycera-Arten, wie bei den oben erwähnten Polychäten Sinneszellen, aber

Digitized by Google

sie sind doch hier nicht radiär geordnet, sondern in der Mitte jeder Papille zu einem kleinen, geschmackknospenähnlichen Körper gesammelt, welcher näher der Basis liegt, und strecken ihre peripheren Ausläufer in die Spitze der Papille hinauf, wo sie in die verdünnte Cuticula hineingehen und auch dieselbe durchsetzen (Fig. 6 und 7). Bei Gl. capitata und Goësii habe ich in jeder Papille 2—3 solche Zellen beobachtet. Sie liegen gewöhnlich auf etwas verschiedener Höhe, so daß die eine oberhalb der beiden anderen gelegen ist (Fig. 6). Bei Gl. alba habe ich durch Methylenbehandlung nur 2 Zellen gefärbt erhalten (Fig. 7), aber ohne Zweifel sind hier, wie bei den anderen Arten, doch noch mehrere vorhanden. Auf den Schnittpräparaten mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt habe ich nämlich mehrere Kerne in derselben Höhe wie diese Zellen gefunden.

In ihrem peripheren Ende sind die bisweilen ziemlich breiten Ausläufer dieser Zellen wie bei den vorigen Polychäten angeschwollen. Oft sieht es in Methylenpräparaten aus, als ob sie unmittelbar unter der Cuticula miteinander zu einer schwach gefärbten trichterförmigen Bildung verschmolzen wären, in welcher einige stabförmige Körper zu sehen sind (Fig. 6), ein Verhältnis, das ich unten näher erwähnen werde.

Die proximalen Ausläufer ziehen nach unten, teilen sich T-förmig ein wenig, bisweilen ziemlich weit unter der Basis der Papillen und gehen in einen reich entwickelten subcutanen Nervenplexus über (Fig. 6). Die größeren Faserbündel dieses Plexus sind cirkulär in der Wand der Proboscis geordnet. Nach dieser T-förmigen Verzweigung scheinen die Ausläufer sich nicht weiter zu teilen, sondern gehen in das Centralorgan ein. Ich habe nämlich einzelne Fasern ziemlich weit verfolgen können, ohne eine Verzweigung zu sehen. Es sind also ohne Zweifel nicht Zweige von diesen Ausläufern, welche die verschiedenen Faserbündel vereinigen, sondern die Fasern selbst, die von den einen zu den anderen Bündeln hinübergehen.

Retzius hat in der Mundhöhle und in dem Schlunde bei Nereis auch eine Teilung der proximalen Ausläufer beobachtet, aber von der übrigen Körperhaut werden sie als ungeteilt beschrieben, und erst bei ihrem Eintritte in das Centralorgan findet eine T-förmige Verzweigung statt. Von den Maldaniden erwähnt Lewis, daß die proximalen Ausläufer, die von ihr als unverzweigt angesehen werden, nahe der Basis der Epidermiszellen sich in einem scharfen Winkel nach der einen Seite biegen.

Digitized by Google

Die Fig. 42, Pl. 6, wird diese Thatsache zeigen. Ich bin jedoch infolge dieser Zeichnungen geneigt anzunehmen, daß die Ausläufer auch bei diesen Gattungen T-förmig geteilt sind, und daß wahrscheinlich Lewis nur den einen Zweig gefärbt bekommen hat.

Auf Methylenpräparaten habe ich oft in den breiten Papillen außer den central gelegenen Sinneszellen auch 1 oder 2 andere periphere, größere Zellen schön gefärbt gesehen (Fig. 6 *b.P* und Fig. 8). Diese weichen indessen sowohl hinsichtlich ihrer Form wie ihres Verhaltens im übrigen von den vorigen ab und sind ohne Zweifel als Stütz- oder Deckzellen anzusehen. In der Mitte stark verdickt, verjüngen sie sich gegen ihre beiden Enden, jedoch weniger nach außen als nach innen. In ihrem peripheren Teile sind sie ein wenig ausgebreitet und einwärts um die peripheren Ausläufer der Sinneszellen gebogen, einen vollständigen Mantel um diese bildend (Fig. 8). Der nach innen gehende Teil dieser Zellen ist dagegen, wie schon erwähnt, ziemlich stark verdünnt und wird dadurch denen der Sinneszellen ähnlich, aber an oder ein wenig unter der Basis der Papillen werden sie wieder breiter, und von einer protoplasmatischen Erweiterung gehen einige, gewöhnlich nur 2, längere oder kürzere Ausläufer aus. Bisweilen habe ich indessen diese Ausläufer ziemlich weit verfolgen können. Sie gehen auch cirkulär in der Wand der Proboscis zusammen mit den Nervenfasern und verschwinden zuletzt unter ihnen.

Goniada maculata hat die Proboscis mit zahlreichen, ganz dicht bei einander gelegenen kurzen Papillen besetzt, welche in ihrem freien Ende etwas schräg abgeschnitten sind und da mit einer breit-herzförmigen, chitinösen Scheibe bekleidet sind. Von dem unteren Rande dieser Scheibe geht eine Einsenkung gegen die Mitte hin. Hier ist die Cuticula sehr verdünnt und central mit einigen porenförmigen Oeffnungen versehen. In der Mitte der Papillen oder vielmehr ein wenig unter denselben liegt eine Gruppe von 4—5 oder vielleicht mehreren, breit-spindelförmigen, bipolaren Zellen mit ihrem Körper auf etwas verschiedener Höhe, aber doch zu einer geschmacksknospenähnlichen Bildung vereinigt (Fig. 9). Oft sieht man oberhalb dieser Gruppe 1 oder 2 Zellen, welche etwas höher hinaufgerückt sind. Die peripheren Ausläufer dieser sämtlichen Zellen laufen central in den Papillen, nach oben konvergierend, und treten in die porenförmigen Oeffnungen an der Mitte der chitinösen Scheibe hinein. Wenn man eine Papille von oben betrachtet, sieht man auch eine Anzahl stark blau gefärbter

Digitized by Google

Pünktchen in den nahe aneinander liegenden kleinen Löchern dieser Chitinscheibe. Es sind die etwas erweiterten Enden der peripheren Ausläufer (Fig. 10).

Die proximalen Ausläufer gehen nach innen wie bei den vorigen Polychäten in einen reichen Nervenfaserplexus über. Ob diese Ausläufer hier wie bei Glycera T-förmig geteilt sind, habe ich nicht beobachten können.

An den Kiefern bei dieser Gattung wie bei den schon erwähnten finden sich in den dortigen polsterförmigen Erhöhungen sehr zahlreiche einzelne Sinneszellen, und von dem reich entwickelten subcutanen Nervenplexus steigen auch Fasern hinauf und enden frei zwischen den Epithelzellen unter oder in der Cuticula (Fig. 11).

Um den Bau dieser Sinneszellen etwas näher kennen zu lernen, habe ich auch eine Menge anderer Methoden versucht. So habe ich, jedoch ohne Erfolg, die Vergoldungsmethode Apáthy's geprüft. Besser ist es mir indessen mit anderen gelungen. Das Material wurde mit Chromosmiumessigsäure oder mit Sublimat fixiert, in Paraffin eingebettet und geschnitten, danach mit verschiedenen Farbstoffen gefärbt. Bei denjenigen Formen, wo die Sinneszellen einzeln in oder unter der Epidermis liegen, habe ich sie indessen nicht von den Epithel- oder Bindegewebszellen unterscheiden können. Bei Glycera und Goniada aber, wo sie zu multicellulären Organen gesammelt sind, kann man sie ohne besondere Schwierigkeit in gut gelungenen Präparaten sehen. Goniada bietet indessen für solche Untersuchungen kein geeignetes Material dar, weil die betreffenden Zellen verhältnismäßig klein sind und in den geschmacksknospenähnlichen Körpern stark zusammengedrängt liegen. Es ist sehr schwer, die einzelnen Zellen distinkt gefärbt zu erhalten, und unmöglich, die verschiedenen peripheren Ausläufer zu verfolgen. Von Glycera dagegen habe ich sehr schöne Präparate bekommen, in welchen die einzelnen Sinneszellen deutlich hervortreten und wo man die Ausläufer in ihrem ganzen Verlaufe durch die Papille verfolgen kann. Am geeignetsten hat sich das in Sublimat fixierte Material gezeigt, und die besten Präparate habe ich durch Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach Heidenhain bekommen.

Wie schon E. Jourdan gezeigt hat, enthalten die Papillen bei Glycera außer den oben erwähnten central gelegenen Sinneszellen auch indifferente Epithelzellen, zwischen welchen indessen keine bestimmte Grenze zu sehen ist. Die Kerne dieser Zellen

Digitized by

liegen indessen in den schmalen Papillen nicht gleichförmig längs den Seiten verteilt, sondern sind im allgemeinen an der Basis gelegen, wo sie in einer Anzahl von 4—5 um die proximalen Ausläufer gleich oberhalb ihrer Verzweigungsstelle gesammelt sind (Fig. 12). Der ganze übrige Teil der schmalen Papillen ist von einer körnigen protoplasmatischen Masse gefüllt. Es scheint mir, als ob in diese Papille keine Fasern von dem dermalen Bindegewebe hinaufdringen und daß sie also dadurch entstanden sind, daß einige Epithelzellen in ihrem peripheren Ende auswachsen und nicht durch eine Ausstülpung der Haut in ihrer Gesamtheit. Die Kerne dieser Epithelzellen sind bei Gl. alba und Goësii immer oder wenigstens gewöhnlich rund und verschieden groß (Fig. 12), aber bei Gl. capitata sieht man außer einigen runden auch im allgemeinen einen größeren, mehr oder minder quer ausgezogenen und oft hantelförmigen Kern, der um die Ausläufer der Sinneszellen halbkreisförmig gebogen ist (Fig. 13).

Die breiten Papillen sind in ihrem Bau von den oben erwähnten etwas verschieden, indem hier die Kerne der indifferenten Zellen in den Seiten der Papillen oft bis dicht an die Spitze hinauf getrennt liegen. Ferner treten auch eine Menge feiner verzweigter Fasern, wahrscheinlich bindegewebiger Natur, von dem dermalen Bindegewebe in das Innere der Papillen ein. Die in diesen Papillen bei vitaler Methylenfärbung schön hervortretenden Stütz- oder Deckzellen habe ich leider nicht in meinen anderen Präparaten sehen können.

Die Oberfläche der sämtlichen Papillen ist von einer Cuticula bekleidet, welche dieselbe Dicke wie die der Proboscis hat. In der Spitze der Papillen aber ist, wie auch Lewis für die dermalen Sinnesorgane der Maldaniden gezeigt hat, ein rundes Feld vorhanden, wo die Cuticula sehr verdünnt und von einer großen Anzahl feiner Poren durchbrochen ist.

Nach dieser kurzen Darstellung von dem histologischen Bau der Papillen gehe ich zu einer Beschreibung der central gelegenen Sinneszellen über. Diese sind, wie schon erwähnt, oft sehr schön gefärbt und treten durch ihre tief schwarzblaue Farbe gegen das hellere Protoplasma der umgebenden indifferenten Zellen hervor (Fig. 12). Die Kerne der Sinneszellen liegen oberhalb der anderen und sind von einer ovalen Form mit einigen größeren runden Chromatinkörperchen zwischen einer Menge kleiner, schwach gefärbter Körnchen, welche undeutlichere Konturen zeigen. Bei Gl. capitata habe ich 4 oder 5 solche Sinneszellen gefunden.

Digitized by Google

Der Zellkörper ist wie in den Methylenpräparaten spindelförmig und geht in einigen weniger stark gefärbten Präparaten unmittelbar ohne Grenze in die distalen und proximalen Ausläufer über (Fig. 12). Diese treten oft als beträchtlich dicke Fasern hervor. Gewöhnlich aber, besonders wenn die Präparate stark gefärbt sind, scheint es indessen, als ob der proximale Ausläufer sich durch den ganzen Zellkörper fortsetze und direkt in den distalen übergehe (Fig. 14). Der Kern mit ein wenig heller gefärbtem, körnigem Protoplasma liegt an der Seite oder auf dieser tiefschwarzen Faser, ein Verhältnis, das eine interessante Aehnlichkeit mit denjenigen Muskelzellen darbietet, wo ein Teil des Zellkörpers zu einer kontraktilen Faser differenziert ist.

In diesen nervösen Ausläufern habe ich nie in meinen Präparaten eine fibrilläre Struktur gefunden. Sie scheinen vielmehr vollkommen homogen zu sein, aber in dem distalen Ende des peripheren Ausläufers nahe der Spitze der Papille treten einige sehr interessante Verhältnisse auf. Der distale Ausläufer entfasert sich nämlich hier pinselförmig in einer großen Menge sehr feiner Fasern, welche, die kleinen Porenkanälchen in der dünnen Cuticula des runden Endfeldes durchsetzend, hinaustreten (Fig. 12). Am deutlichsten kann man diese Entfaserung in solchen Papillen sehen, wo nur eine Sinneszelle mit ihren Ausläufern gefärbt ist, aber bisweilen habe ich jedoch die pinselförmigen Bildungen verschiedener Zellen an der Spitze der Papille so schön voneinander differenziert bekommen, daß es mir möglich war, diejenigen, welche verschiedenen Ausläufern angehören, zu unterscheiden (Fig. 15). Bei Gl. alba ist es indessen mir nicht gelungen, diese Bildungen vollkommen zu sehen, weil die Papillen wahrscheinlich durch Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten sich so gekrümmt hatten, daß sie beim Schneiden von dem Messer immer schräg getroffen wurden. Es scheint mir jedoch keinem Zweifel zu unterliegen, daß auch hier wie bei den beiden anderen Arten dasselbe Verhältnis vorhanden ist.

Betrachtet man diese Papillen der Glyceriden von oben, so kann man gewöhnlich die auf dem runden Endfelde dicht bei einander sitzenden feinen, schwarz gefärbten, cilienähnlichen Fasern sehen (Fig. 16), bisweilen kommen sie indessen gar nicht zum Vorschein, und wenn man eine Menge längsgeschnittener Papillen untersucht, so findet man auch, daß sie bei verschiedenen Papillen verschieden weit und bei einigen sogar gar nicht über

die Cuticula hinausragen. Diese Thatsachen werde ich indessen später etwas näher erörtern.

Schon bei der Beschreibung der Methylenpräparate von den Glyceriden habe ich erwähnt, daß die peripheren Ausläufer unter der Cuticula zu einer trichterförmigen Bildung oft verschmelzen, in welcher man etwas dunkler gefärbte Stäbchen sehen konnte. Es sind offenbar diese oben beschriebenen, pinselförmigen Bildungen, welche sämtlich von dem Farbstoffe imprägniert sind, jedoch mit einzelnen etwas stärker gefärbten Fasern. Ferner ist auch vorher erwähnt worden, daß die peripheren Ausläufer der Sinneszellen bei einer Menge Polychäten in ihrem distalen Ende oft mehr oder minder verdickt oder wie bei Phyllodoce und Nereis sogar geteilt sind. Leider ist es mir nicht gelungen zu beobachten, wie sie sich bei diesen Würmern in fixierten und gefärbten Präparaten verhalten, es scheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich, wenn man diese Verhältnisse bei der Methylenfärbung berücksichtigt, daß sie bei den Polychäten im allgemeinen auch pinselförmig entfasert sind.

Warum die Methylenmethode in diesem Falle nicht oder nur wenig geeignet ist, diejenigen Organisationsverhältnisse zu zeigen, welche bei Sublimatfixierung und Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin so schön und deutlich bei den Glyceriden hervortreten, läßt sich wahrscheinlich aus einigen Thatsachen erklären, welche ich hier in aller Kürze erwähnen werde. Retzius hat bezüglich der von den Sinneszellen durch die Cuticula durchtretenden Härchen bei Nereis die Vermutung ausgesprochen, daß sie beweglich sind, und bei den Maldaniden hat Lewis beobachtet, daß sie eingezogen werden können. Wie ich vorher bei den Glyceriden erwähnt habe, sind die feinen, pinselförmigen Bildungen an einigen Papillen ziemlich weit, an anderen dagegen nur wenig oder gar nicht ausgestreckt, ein Verhalten, das, wie es mir scheint, darauf hindeutet, daß sie sich in verschiedenen Kontraktionsstadien befinden. Sind also diese nervösen Härchen wirklich kontraktil, so kann man vielleicht darin die Ursache finden, warum sie bei Methylenfärbung nicht oder selten deutlich hervortreten. Wenn die Sinneszellen und ihre Ausläufer nach und nach die Farbstoffe in sich aufnehmen, kontrahieren sie sich, indem sie allmählich absterben. Hierbei werden die frei hinausragenden Härchen eingezogen, und die Enden der distalen Ausläufer der Sinneszellen werden mehr oder minder verdickt. Wenn man aber z. B. mit

Sublimat fixiert, werden die Zellen schnell getötet und können also sich nicht oder nur wenig zusammenziehen.

Zum Schlusse will ich die Ergebnisse dieser Untersuchung in Kürze zusammenfassen. Bei den oben erwähnten Polychäten sind an der Proboscis die Sinneszellen in den Papillen gelegen. Niemals habe ich nämlich solche in der Wand der Proboscis zwischen ihnen beobachtet. Bei Nephthys und Phyllodoce sind sie radiär geordnet und noch nicht in multicellulären Organen gesammelt, während bei Glycera und Goniada solche Sinnesorgane vorhanden sind. Hier bei den beiden letzterwähnten Gattungen kommen nicht einzeln liegende Zellen in der Papille vor. Die Sinneszellen durchsetzen mit ihren peripheren Enden die Cuticula und sind mit Sicherheit bei Glycera, vielleicht auch bei den anderen Polychäten pinselförmig entfasert. Wahrscheinlich sind die freien Enden dieser Zellen kontraktil und können eingezogen werden. Die proximalen Ausläufer verhalten sich etwas verschieden bei den verschiedenen Gattungen. Entweder gehen sie gegen das Centralorgan unverzweigt (z. B. Nephthys) oder teilen sich unter der Basis der Papillen T-förmig (z. B. Glycera). Der subcutane Nervenplexus ist in der Wand der Proboscis sehr reich entwickelt.

Die physiologische Funktion dieser Sinneszellen habe ich indessen nicht näher untersucht. Es scheint mir jedoch aus morphologischen und histologischen Gründen, als ob man annehmen könnte, daß sie Tast- oder Geschmackszellen wären oder wahrscheinlicher sowohl im Dienste des Gefühls- als auch des Geschmackssinnes ständen. Daß indessen diese multicellulären Organe bei den Glyceriden nicht wie diejenigen, welche Gravier beschrieben hat, als Augen angesehen werden können, geht aus ihrem Bau deutlich hervor.

Digitized by Google

Tafelerklärung.

Tafel VII.

Fig. 1. Phyllodoce maculata. Papillen vom vorderen Teile der Proboscis. *n. S* bipoläre Sinneszellen, welche zwischen den Nervenfasern unter den Papillenreihen liegen. *n* Nervenfaser, welche von unten in die Papille hinaufsteigt und zwischen den Epithelzellen endet. *M. P* die polsterförmigen Erhöhungen an der Mündung der Proboscis. Intravitale Färbung mit Methylen, Fixierung mit Ammoniummolybdat nach Bethe. Leitz' Pantachrom., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 2. Phyllodoce maculata. Eine Proboscispapille. Intravitale Färbung mit Methylen. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 3. Phyllodoce maculata. Eine indifferente Epithelzelle aus einer Proboscispapille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Tubusl. 160.

Fig. 4. Nephthys. Papillen vom hinteren Teile der Proboscis. *g. S* größere bipoläre Sinneszellen. Färbung und Fixierung wie in Fig. 1. Leitz' Obj. 5, Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 5. Nephthys. Zwei Sinneszellen aus einer Proboscispapille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Ok. 1, Tubusl. 160.

Fig. 6. Glycera Goësii. Ein Teil der Probosciswand mit ihrem Nervenplexus und einigen Papillen. *b. P* eine breitere, größere Papille. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Pantachrom., Tubusl. 160.

Tafel VIII.

Fig. 7. Glycera alba. Eine kleine schmale Papille mit ihren Sinneszellen. Färbung wie in Fig. 2. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 8. Glycera alba. Eine große, breite Papille mit einer Stütz- oder Deckzelle. Intravitale Färbung, Fixierung mit Ammoniumpikrinat nach Dogiel. Leitz' Pantachrom., Ok. 4, Tubusl. 160.

Fig. 9. Goniada maculata. Einige Proboscispapillen mit ihren Sinneszellen. Intravitale Färbung mit Methylen. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 10. Goniada maculata. Eine Proboscispapille von oben gesehen. Intravitale Färbung wie in Fig. 9. Leitz' Wasserimmers., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 11. Goniada maculata. Ein Teil der Probosciswand bei den Kiefern. Färbung wie in Fig. 9. Leitz' Obj. 5, Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 12. Glycera capitata. Längsschnitt durch eine schmale Proboscispapille. Fixierung mit Sublimatlösung, Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach Heidenhain. Leitz' Apochrom., Ok. 2, Tubusl. 160.

Fig. 13. Glycera capitata. Längsschnitt durch den unteren Teil einer schmalen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Oelimmers. $^1/_{20}$, Komp.-Ok. 6, Tubusl. 160.

Fig. 14. Glycera capitata. Eine bipoläre Sinneszelle aus einer schmalen, längsgeschnittenen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Wasserimmers., Ok. 4, Tubusl. 160.

Fig. 15. Glycera capitata. Längsschnitt durch das distale Ende einer schmalen Proboscispapille. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Apochrom., Ok. 6, Tubusl. 160.

Fig. 16. Glycera capitata. Das distale Ende einer schmalen Proboscispapille von oben gesehen. Fixierung und Färbung wie in Fig. 12. Leitz' Oelimmers. $^1/_{20}$, Komp.-Ok. 6, Tubusl. 160.

Nachtrag.

Nachdem das Manuskript dieser Abhandlung im September 1900 zu der Jenaischen Zeitschrift eingeliefert war, ist eine neue Untersuchung von G. Retzius, „Zur Kenntnis des sensiblen und des sensorischen Nervensystems der Würmer" in seinen Biol. Untersuchungen, Bd. IX, No. 7 erschienen. In dieser schönen Arbeit, welche ich also in meiner Abhandlung nicht berücksichtigen konnte, hat R. bei Nereis diversicolor seine früheren Beobachtungen, daß isolierte subepitheliale Sinnesnervenzellen in der Körperhaut vorhanden sind, bestätigt, aber außerdem hat er auch Sinnesnervenzellengruppen gefunden, welche in besonderen Partien des Körpers (in den Antennen, Cirrhen und in dem äußeren Gliede der Palpen) gelegen sind. Diese Gruppen stimmen in der Anordnung der Zellen vollkommen mit den von mir hier oben bei einigen anderen Polychäten in den Papillen der Proboscis beschriebenen multicellulären Sinnesorganen überein. In einer Hinsicht liegen jedoch Abweichungen vor. Bei Glycera verzweigen sich, wie erwähnt, von der Basis der Papillen die centralen Ausläufer T-förmig, während sie nach R. bei Nereis von diesen Gruppen unverzweigt nach dem centralen Nervensystem gehen, um sich erst da zu teilen. Ferner hat R. keine Zwischen- oder Stützzellen gesehen.

Untersuchungen über die Entwickelung des Bojanus'schen Organs und des Herzens der Lamellibranchier.

Von

Karl Ahting

aus Varel.

Hierzu Tafel IX—XI.

Meine Untersuchungen, die ich im folgenden auseinandersetzen will, erstrecken sich auf die Entwickelung des Bojanusschen Organs und auf die Entwickelung des Herzens der Mießmuschel Mytilus edulis Lin.

Das Material habe ich dem Aquarium des zoologischen Institutes der Universität Rostock entnommen. Zur Untersuchung gelangten Tiere von 1 mm bis zur Größe von 2 cm. Die kleinsten Mytili sind sehr schwer mit freiem Auge sicher zu bestimmen und von anderen jugendlichen Lamellibranchiern auseinanderzuhalten. Einen gewissen Anhaltspunkt für die Diagnose gewährt die dunkelblaue bis schwarze Färbung der Schale, die anderen Muschelformen im Gebiete Warnemündes in der Regel zu fehlen scheint. Die Form der Schale berechtigt auf jüngeren Stadien noch zu keinem definitiven Urteil. Nachdem ich mir die verschiedensten Stadien, hinauf bis zum ausgewachsenen Tiere gesammelt hatte, nahm ich die Konservierung in Sublimatessigsäure vor. Dabei ist zu beachten, daß man keinen zu starken Essigsäurezusatz anwendet. Die kleinsten Tiere vertragen recht gut $^1/_2$—1 Proz. in der konzentrierten Sublimatlösung, die größten successive bis zu 2 Proz. Eine konzentriertere Essigsäurelösung ist nicht ratsam, weil durch die schnelle Kohlensäureentwickelung zu leicht Gewebszerreißungen vorkommen. Die unter der Schale gebildeten Gasblasen lassen sich meistens mit der Pipette fortsaugen. Die Konservierungsflüssigkeit ließ ich längere Zeit einwirken, um die Schale vollständig zu entkalken und die Tiere in toto schneiden zu können. Die kleinsten Exemplare blieben einen halben Tag, die größten bis zu $2^1/_2$ Tagen in dem Gemisch. Dann wurde mit destilliertem Wasser ordentlich ausgewaschen,

Digitized by Google

in toto mit konzentriertem Alaunkarmin gefärbt und endlich zum Schneiden vorbereitet. Die kleinsten Objekte von 1—2 mm Länge habe ich größtenteils 5 μ geschnitten, die von 2—3 mm Größe 7,5 μ, ältere Stadien 10 μ und die ältesten 15 μ.

Die Entwickelung des Bojanus'schen Organs.

Das jüngste zur Untersuchung des Bojanus'schen Organ herangezogene Stadium hatte eine Länge von 1,4 mm und eine Breite von 1,1 mm. Bevor ich dazu übergehe, den Bau und die Entwickelung des Exkretionsorgans zu schildern, möchte ich einige Worte über die allgemeine Organisation der jugendlichen Mytili vorausschicken. Ich verweise dabei auf ein etwa 2 mm langes Tier, das im wesentlichen bereits den gleichen Bau zeigt wie die 1,5 mm langen oder noch kleineren Individuen.

Fig. 1 zeigt eine solche Muschel von ca. 2 mm Größe, von der linken Seite gesehen. Da die Schalen von dem Tiere, ohne es zu verletzen, nicht entfernt werden konnten, habe ich für die Zeichnung ein möglichst durchsichtiges, dünnschaliges Objekt gewählt. Das umfangreichste Organ sind die fadenförmigen Kiemen. Zwischen den vordersten Kiemenfäden liegt der Fuß, der mit breiter Basis dorsal und hinten dem Körper sich verbindet und ventral weit vorn mit zugespitztem Ende abschließt. Zwischen den dorsal endenden vordersten Kiemenfäden liegt der Magen mit seinem Blindsack. In den Magen führt der Schlund, zu beiden Seiten desselben liegen mächtige Leberschläuche. Vom Magen aus geht der Darm, welcher zunächst nach hinten läuft, um sich dann wieder nach vorn zu wenden; hier eine Schleife bildend, geht er dann abermals nach hinten und durchsetzt in diesem Verlaufe das Herz, welches seinerseits wieder vom Pericard umschlossen ist, und mündet endlich, nachdem er sich über den hinteren Adductor gelegt hat, durch den After nach außen. Oberhalb des Pericardiums zeigt sich ein dorsaler Sinus. Das Bojanus'sche Organ liegt links und rechts von der Medianebene in Form zweier Schläuche oberhalb der Kiemenumschlagsstellen, und zwar so, daß das hintere Ende höher liegt als das vordere. Auf den Totalpräparaten war niemals etwas vom Bojanus'schen Organ zu erkennen. Zwischen den beiden Kiemenblättern werden noch die linken Hälften der Cerebral-, Pedal- und Visceralganglienpaare mit ihren Kommissuren sichtbar.

Digitized by Google

Bereits auf den jüngsten Stadien fand ich auf beiden Seiten das Exkretionsorgan in relativ hoher Ausbildung, jedoch asymmetrisch entwickelt. Diese Asymmetrie bezieht sich nicht nur auf Form und Größe, sondern auch auf die Lage und die histologische Beschaffenheit des Organs; sie macht sich aber nicht bei allen von mir untersuchten Objekten in dem gleichen Maße geltend. Bei einem anderen Tiere von derselben Größe (1,4 mm) fand ich, daß beide Nieren sich in ihrem histologischen Bau fast gleich verhielten. Auf Stadien von 3 mm Länge fand ich nirgends mehr eine so auffallende Asymmetrie. Es erhellt daraus, daß bezüglich der Ausbildung des Bojanus'schen Organs auf jüngsten Stadien weitgehende individuelle Schwankungen vorkommen.

Das Situsbild Fig. 2 und besonders die in Fig. 4 und 5 gezeichneten Querschnitte zeigen zur Genüge die asymmetrische Entwickelung, überdies reicht das in Fig. 4 gezeichnete Organ weiter nach hinten, fast bis zum hinteren Adductor. Im vordersten Teile des Bojanus'schen Organs (Fig. 3 u. 3a) steht dasselbe im engsten Zusammenhange mit dem Epithel der Mantelhöhle. Fig. 3a zeigt die vordere Kuppe und Fig. 3 einige Schnitte hinter derselben. Der Zusammenhang mit dem Mantelepithel tritt auf diesem Stadium deutlich hervor, und an dieser Stelle der engsten Berührung scheint die spätere Ausmündung in die Mantelhöhle gebildet zu werden. Die spätere Oeffnung ist somit von Ektoderm ausgekleidet.

Die drüsige Beschaffenheit ist bei dem linken Bojanus'schen Organ leicht erkenntlich, jedoch sind die Zellgrenzen nicht immer deutlich wahrzunehmen, wie auch auf dem betreffenden Schnitt Zellen vorkommen, in denen ein Kern vermißt wird, den aber der Nachbarschnitt zeigen dürfte. In einigen Zellen finden sich Vakuolen, sie sind wahrscheinlich Kunstprodukte und dürften infolge der Konservierung entstanden sein.

Alle Exkretionszellen sind darin gleich, daß sie mehr oder weniger zahlreiche Konkretionen zur Ausscheidung gebracht haben.

Das rechte Bojanus'sche Organ, Fig. 4 (im Situsbild Fig. 2 ist es von einem Nachbarschnitt derselben Serie hineingezeichnet), zeigt auf den ersten Blick die asymmetrische Ausbildung, es ist beträchtlich größer und zeigt einen vollkommen anderen Bau als das linke. Bei diesem rechten Organ kann man nichts von einem drüsigen Charakter erkennen; in den epithelialen Wandungen finden sich lange, im Durchschnitt fast spindlig erscheinende Zellen, die jedoch in der Regel scharfe Grenzen nicht aufweisen. Die Konkretionen sind ungleichmäßig verteilt, besonders treten sie

Digitized by Google

an den ventralen Partien, wo zuerst Uebergänge zum drüsigen Bau vorkommen, auf. Im übrigen finden sie sich viel spärlicher als in der linken Niere. Die Kerne, welche nur vereinzelt sichtbar sind, lassen einen scharfen Kontur und spärlich verteilte chromatische Elemente erkennen. Ohne an den verschiedenen Stellen wesentlich histologisch verändert zu sein, breitet sich dieses Bojanus'sche Organ an der rechten Seite des Tieres von vorn nach hinten als ein seitlich zusammengedrückter Schlauch aus, welcher in gerader Richtung von hinten dorsal nach vorn und ventral verläuft. Auch ist seine Längenausdehnung bedeutender als die des drüsigen linken Schlauches; dazu kommt, daß er nicht so allmählich wie der linke Schlauch an seinen Enden in eine Spitze ausläuft. In dem linken Bojanus'schen Organ kommt auf diesem Stadium ein voluminöses, stark ausgeprägtes Lumen überhaupt noch nicht zur Ausbildung, es ist vielmehr noch durchaus schlitzförmig. Beide Schläuche liegen ziemlich weit lateralwärts und reichen ventral fast bis an die Kiemenfäden. Die histologische Beschaffenheit ist nicht an allen Stellen die gleiche. In der unteren Partie des Rohres war schon oftmals der drüsige Charakter nahezu ausgebildet.

Die hier mitgeteilten Befunde lassen über den ersten Ursprung des Bojanus'schen Organs kaum einen Zweifel bestehen. Die Aehnlichkeit der namentlich den einen der beiden Säcke zusammensetzenden Zellen mit den Mesenchymzellen ist groß genug, um als die einzig mögliche Deutung die nahe zu legen, daß die Nierenbläschen aus zwei dünnen Gruppen von Mesodermzellen hervorgegangen sind. Obwohl sich sehr frühzeitig die beiden Bläschen mit dem ektodermalen Epithel der Mantelhöhle innig verbinden, zeigt doch die von Anfang an bestehende histologische Differenz, daß eine ektodermale Herkunft der Nierenbläschen ausgeschlossen ist (Fig. 3 und 3a). Die mesodermale Herkunft der Niere hat Ziegler[1]) bereits bei Cyclas cornea nachgewiesen; allerdings fügt er hinzu, daß er nach seinen Präparaten nicht sicher entscheiden könne, ob nicht Ektodermzellen an der Bildung des Mesodermstreifens sich beteiligen. Er giebt daher die Möglichkeit zu, daß der Kanal ektodermalen Ursprunges sein könnte. Auf Stadien von 3 mm fand ich beide Nieren völlig oder doch nahezu ganz symmetrisch ausgebildet (Fig. 13). Auch auf diesem

1) Ziegler, Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLI, 1885.

Stadium nähern sich die Nierenbläschen, je weiter sie nach vorn kommen, dem Epithel der Mantelhöhle und rücken dadurch ventralwärts so weit vor, daß sie zwischen die dorsalen Enden der Kiemen einerseits und das ektodermale Hautepithel andererseits zu liegen kommen. Dabei scheint die auf dem jüngsten Stadium so innige Verwachsung zwischen dem Bojanus'schen Organ und dem Epithel der Mantelhöhle etwas gelockert zu werden. Ausbuchtungen und Blindsackbildungen finden sich am Nierenbläschen zumeist noch gar nicht vor oder höchstens so wenig zahlreich und nur von so geringer Ausdehnung, daß sie als wesentlich noch nicht in Betracht kommen. Die drüsige Beschaffenheit des Organs tritt auf diesem Stadium etwas augenfälliger hervor, indem die Exkretionszellen zahlreicher erscheinen und auf den Schnitten deutlicher sich abheben. Die basalen Zellen sind gewöhnlich etwas breiter als die das Lumen begrenzenden. Während die ersteren ziemlich eben abschließen, erscheinen die letzteren sehr unregelmäßig gestaltet und buckelförmig, mehr oder minder weit in den inneren Hohlraum des Bläschens hineinragend. Zwischen diesen mit großen Konkretionen überladenen Zellen finden sich andere eingekeilt, die ebenfalls mit Konkretionen besetzt und im Begriffe sind, sich völlig abzutrennen. In den Schnitten findet man auch bereits mehrfach solche Zellen, die sich vollkommen aus dem epithelialen Verbande losgelöst haben und in das Lumen des Organs übergetreten sind. Ob dieselben dort resorbiert werden, oder wie ihr sonstiges Schicksal sich gestaltet, entzieht sich meiner Beobachtung.

Das Bojanus'sche Organ bildet auf diesen Stadien noch ein ganz isoliertes Bläschen, und es läßt sich die erste Anlage der Nierenspritze und die Ausmündung in die Mantelhöhle erst bei 5 mm langen Mytili mit Sicherheit als ein Lumen nachweisen. Bis zu diesem Stadium gestaltet sich die Entwickelung in folgender Weise: Die beiden einfachen Nierenschläuche nehmen an Größe zu und treiben bereits nach allen Richtungen gerade oder gewundene Blindschläuche. Die histologische Beschaffenheit der Organe ändert sich wenig. Die exkretorischen Zellen finden sich auch auf diesen Stadien in reichlicher Menge und sind ebenfalls mit Konkretionen überladen; sie sind kaum größer als auf jüngeren Stadien, denn sie wachsen nicht in dem Verhältnis wie das ganze Organ selbst (Fig. 5 und 6).

Das Situsbild Fig. 7 zeigt zunächst, daß das Bojanus'sche Organ auf diesem Entwickelungsstadium (5—6 mm) ein Haupt-

Digitized by Google

lumen und oben und unten einen Blindsack führt. Die durch ** in Fig. 7 bezeichneten Stellen geben die Partien an, an denen der typische drüsige Charakter der einzelnen Zellen, sowie auch besonders starke Konkrementeinlagerungen sich zeigen. Im oberen Blindsack, Fig. 6, der entschieden am deutlichsten sein ursprüngliches Aussehen sich bewahrt hat, zeigen sich die Konkretionen auch am deutlichsten ausgeprägt. Der Hauptteil besitzt nur an der ventralen Seite konkrementhaltige Zellen, die durch ** angedeutet sind. An der lateralen Seite hingegen sind, trotzdem auch hier die Drüsenzellen eine ziemlich starke Ausbildung erfahren haben, kaum nennenswerte Ablagerungen zu sehen. Am gleichmäßigsten ist der drüsige Charakter gewahrt bei dem kleinsten, am weitesten ventral gelegenen Divertikel. Bei ihm sind auch die Konkrementeinlagerungen gleichmäßig verteilt. Er liegt zwischen dem äußeren Hautepithel und den Kiemen.

Auf dem eben behandelten Stadium lassen sich zuerst in voller Ausbildung sowohl die Nierenspritze, d. h. die Einmündung des Bojanus'schen Organs in das Pericardium, als auch die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle nachweisen. Damit hat die Niere im wesentlichen ihre letzte Entwickelungsstufe erlangt, und Weiterbildungen erstrecken sich nur auf untergeordnetere Verhältnisse. Das Bojanus'sche Organ besteht also bei Mytilus aus einem linken und einem rechten Schlauch, die nach allen Richtungen hin Blindsäcke entsenden, und nicht wie bei anderen Lamellibranchiaten, z. B. Anodonta, aus einem oberen und unteren Abschnitt.

Die Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch das Bojanus'sche Organ von einem 5—6 mm langen Tiere. Der Hauptabschnitt besitzt viele Ausbuchtungen, von denen eine sich besonders weit ventralwärts erstreckt. Außerdem zeigt die Figur nebst einigen mit dem Hauptteil in Zusammenhang stehenden Nebenästen 3 Fortsätze, die im Querschnitt anscheinend isoliert und ohne jede Verbindung neben dem Nierenbläschen liegen. Die ganze Niere erscheint dadurch seitlich ein wenig kompriniert. Dasselbe Verhalten zeigen Objekte von nahezu 2 cm.

Bezüglich der Zellen, welche das Lumen der Niere auskleiden, ist zu bemerken, daß es immer durchaus einschichtige sind. Dieser Befund bei Mytilus, der allerdings an fast ausgewachsenen Tieren aufgenommen ist und sich vermutlich auch auf diesem Stadium schon finden dürfte, deckt sich mit den Untersuchungen

Rankin's [1]) über das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel, während Griesbach [2]) nur auf jungen Stadien ein einfaches Cylinderepithel sieht, später dagegen ein mehrschichtiges Epithel findet.

Abgesehen von den oben beschriebenen Konkretionen zeichnen sich die zu einem einschichtigen Epithel angeordneten Zellen der Nierenbläschen durch einen mehr oder weniger gleichmäßigen Wimpersaum aus. Die Flimmerbewegung ist an Zupfpräparaten bei lebenden Zellen leicht nachzuweisen. Auf Schnittpräparaten vermochte ich die Bewegung der Nierenzellen nicht mehr zu erkennen.

Was nun die Nierenspritze und die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle angeht, so zeigt Fig. 9, daß beide Oeffnungen nahe bei einander liegen; die eine erscheint dorsalwärts gerichtet, die andere liegt mehr ventral und der Medianebene näher gerückt.

Die an der medianen Wand gelegene Ausmündung des Bojanus'schen Organs sahen wir in seiner einfachsten Anlage und Entwickelung in Fig. 3 und 3a. Ein Durchbruch, d. h. ein Ausführungsgang findet sich zum ersten Male bei Tieren, die $4^1/_2$ bis 5 mm lang sind. Auf vorliegendem Stadium von 5—6 mm zeigen Fig. 10 und 11 das Bojanus'sche Organ eng mit dem Mantelepithel verwachsen, bezw. in die Mantelhöhle zum Durchbruch gelangt. Fig. 10 stellt einen Schnitt durch die Ausmündungsstelle des rechten, Fig. 11 des linken Organs desselben Tieres dar. Der Verlauf des Ausführungskanales ist links und rechts nicht genau der gleiche und in dem hier behandelten Tiere gerade derart, daß der in die Mantelhöhle sich öffnende Porus nur auf der linken Seite deutlich zu sehen ist.

Auf den Schnitten, die durch die Ausmündungsregion des Bojanus'schen Organs in die Mantelhöhle geführt werden, fällt sofort auf, daß jederseits ein ziemlich ansehnlicher Zapfen in die Mantelhöhle hineinragt, der vom Ausführungskanal, dem Ureter, durchsetzt wird. An der Bildung der beiden Zapfen beteiligen sich das ektodermale Epithel der Mantelhöhle und darunter liegen-

---

1) Rankin, Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschrift f. Naturw., Bd. XXIV.

2) Griesbach, Ueber den Bau des Bojanus'schen Organs der Teichmuschel. Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. 43, Bd. I, 1877, S. 86.

des Mesenchymgewebe. Das Epithel der Mantelhöhle ist einschichtig, und die Zellen von kubischer bis unregelmäßig cylindrischer Gestalt. Es treten in ihnen Kern mit Kernkörperchen mehr oder weniger stark hervor. Das Mesenchymgewebe stellt ein lockeres Bindegewebe dar. Das Epithel des Zapfens geht ohne scharfe Grenze in das einschichtige Epithel der Mantelhöhle über. Der ziemlich die Achse eines jeden Zapfens durchsetzende Endkanal des Bojanus'schen Organs wird durch ein Flimmerepithel gebildet; dieses ist durchaus einschichtig. Die Zellen des Ureters sind cylindrisch oder mehr oder weniger verbreitert, pflastersteinförmig. Sie besitzen einen großen, gewöhnlich in der Mitte gelegenen Kern mit Kernkörperchen. Das Protoplasma zeigt an vielen Stellen Streifung, ist aber im allgemeinen schwach granuliert. An der Basis mehrerer Zellen ließ sich im umgebenden Mesoderm eine feine Ringmuskulatur nachweisen. An den dem Lumen zugekehrten Enden der Zellen findet sich ein starker Cuticularsaum, in den die basalen Enden der Flimmern hineinragen. Ein ähnliches Verhalten der Zellen des Ureters hat bereits Rankin [1]) in seiner schon oben citierten Abhandlung konstatiert. Die Flimmern besitzen eine so ansehnliche Länge, daß sie über die Kanalmitte hinausreichen und sich mit den gegenüber entspringenden kreuzen. An den Flimmern lassen sich zumeist noch Reste des schleimartig erscheinenden Exkretes der Nierenbläschen erkennen. — Die Zellen des Ureters enthalten wohl niemals Konkretionen und sind deshalb scharf und deutlich von denen des Bojanus'schen Organs selbst zu unterscheiden. Dieser Unterschied des drüsigen und ausführenden Teiles des Organs erklärt sich aus der Entwickelungsgeschichte.

Die erste Anlage des Kanales zeigt sich bereits auf sehr jungen Stadien, wenn das Bojanus'sche Organ als ein kleines mesodermales Zellbläschen mit dem Epithel der Mantelhöhle sich verbindet. Diese letztere bildet nämlich an der Verwachsungsstelle eine zunächst kleine, trichterförmige Einstülpung, an deren blindem Ende die Vereinigung mit dem Nierenbläschen ansetzt (Fig. 2 und 3). Die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist deutlich erkennbar.

Wenn weiterhin der eben beschriebene Zapfen sich immer mehr hervorstülpt, verlängert sich die Einstülpung des Mantel-

---

1) Rankin, Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIV.

höhlenepithels zum ansehnlichen flimmernden Ausführungskanal. Die histologischen Gegensätze desselben zum Drüsenteil erklären sich also aus der Genese: der Ausführungskanal, der Ureter, ist ektodermalen Ursprunges, das Nierenbläschen geht aus dem Mesoderm hervor.

Eine widersprechende Angabe über die Bildung des Ureters von Cyclas cornea findet sich bei Ziegler[1]), der angiebt, daß der Kanal aus der Masse der Zellen des Mesodermstreifens hervorgeht. Danach müßte der Ureter ebenso wie das Nierenbläschen selbst mesodermalen Ursprunges sein, und es würde der von mir hervorgehobene Gegensatz zwischen diesen beiden Nierenabschnitten nicht bestehen. Allerdings fügt Ziegler selbst hinzu, daß seine Beobachtungen darüber nicht volle Klarheit schaffen konnten, wie wir schon oben bemerkt haben. Auch konnte ich bei Mytilus niemals schlauchförmige Krümmungen wie sie Ziegler und Leydig[2]) bei Cyclas gefunden, beobachten. Nach Ganin's[3]) Untersuchungen entsteht die Niere durch eine anfangs trichterförmige, dann blasenförmige, endlich schlauchförmige Einstülpung des Ektoderms. Nach v. Jhering[4]) gehört die Anlage der Niere dem „äußeren Blatt" des Mesoderms an. Bei Pisidium sollen nach Ray Lankester[5]) jederseits vom Darm durch Einwucherung des Ektoderms 2 Zapfen entstehen, die dann in die Nierenschläuche auswachsen. Nach meinen oben mitgeteilten Befunden würden sich diese Angaben über eine rein ektodermale Entstehung des Bojanus'schen Organs daraus erklären und mit den thatsächlichen Entwickelungvorgängen in Einklang bringen lassen, daß jene Autoren die Anlage des ausführenden Kanales für das gesamte Exkretionsgefäß gehalten, den bläschenförmigen mesodermalen Teil aber übersehen haben.

---

1) Ziegler, Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd XLI, 1885, S. 552—553.

2) Franz Leydig, Ueber Cyclas cornea Lam. Müller's Archiv, 1885.

3) M. Ganin, Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken. Warschauer Universitätsberichte 1873. Referat von Hoyer im Jahrb. über Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hoffmann und Schwalbe, Bd. I, 1873.

4) H. v. Jhering, Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXVI, 1876.

5) Ray Lankester, The early development of Pisidium pusillum. Philosoph. Transactions, 1874.

Es erübrigt nunmehr, nur noch die Art und Weise der Verbindung des Bojanus'schen Organs mit dem Pericardium, die Nierenspritze, zu behandeln. Im zeitlichen Auftreten dieses Gebildes scheinen nicht unerhebliche Verschiedenheiten vorzukommen, im allgemeinen folgt die Bildung der Nierenspritze derjenigen des Ausführungskanales in die Mantelhöhle nach. Auf Stadien von $4^1/_2$ mm war durchweg die Ausmündung der Niere in die Mantelhöhle in der Anlage erkennbar, während die Nierenspritze zumeist noch nicht nachweisbar war. Auf allen Stadien von 5—6 mm sind jedoch beide Ausführungsgänge ausgebildet.

Fig. 7 und 9 veranschaulichen im Situsbilde die Lage des Nierentrichters, welcher im großen und ganzen dorsoventral verläuft. In derselben Weise wie der Ausführungsgang des Bojanus-schen Organs in die Mantelhöhle zeigt auch die Nierenspritze einen Kanal, der mit einem einschichtigen Flimmerepithel besetzt ist, dessen lange Flimmern in der Mitte weit übereinander ragen und dorsalwärts, d. h. nach dem Pericardium zu gerichtet erscheinen (Fig. 6 und 6a). Die einschichtigen, mit Flimmern besetzten Zellen dieses Kanales sind mehr oder weniger abgeplattet, lang und alle mit einem Kern versehen. Die Flimmern ragen in Form eines langen Büschels weit in die Pericardialhöhle hinein. Aehnlich wie das Epithel der Mantelhöhle an der Mündungsstelle der Niere zur äußeren Bekleidung des Zapfens und des Flimmerkanales wird, so sehen wir auch hier von der ventralen Seite aus den betreffenden Teil des Bojanus'schen Organs und von der dorsalen Seite aus das Pericardium zusammentreten, um in den einschichtigen Flimmerkanal des Nierentrichters überzugehen. Zum allergrößten Teil, vielleicht vollständig, entsteht der Trichter vom Pericardium aus. Es bildet sich eine aus dislozierten Zellen bestehende Ausführung der Pericardialwand aus, die dem Bojanus-schen Organ sich direkt anlegt und dessen dorsale Wand zu einer trichterförmigen Einstülpung vor sich hertreibt, indem sich jenes einsenkt. Es bildet also die dorsale Wand des ursprünglichen Nierenbläschens eine allerdings nur unvollkommene Hülle um den ventralen Teil der Nierenspritze. Diese letztere verwächst vollkommen mit dem Grunde des eingestülpten Teiles der dorsalen Wand des Nierenbläschens, und füglich bildet sich daselbst eine immer mehr sich erweiternde Perforation, so daß Pericardialhöhle und Nierenlumen miteinander kommunizieren (Fig. 6 und 6a). An der Uebergangsstelle des Pericardiums in die Wand des Trichters finden sich einige kräftige, cirkulär verlaufende Muskelfasern. In

weit geringerem Maße sind solche Fasern auf der medianen Seite des Trichters ausgebildet. Da nun der ventrale Teil des Nierentrichters dicht vom Nierenbläschenepithel umschlossen wird, während im Bereiche des dorsalen die ventrale Pericardialwand und die dorsale Nierenwand voneinander in einiger Entfernung bleiben, schiebt sich außer den bereits erwähnten Muskeln lockeres Bindegewebe zwischen beide Organe ein, um den dorsalen Abschnitt der Nierenspritze zu umhüllen. Medianwärts scheint das Bindegewebe stets reichlicher entwickelt zu sein als an der äußeren Seite des Nierentrichters. Die Nierenspritze muß demnach, und dafür spricht schon die Thatsache, daß das Pericardium direkt in den Kanal des Nierentrichters übergeht, als ein mesodermales Gebilde vom Pericardium gebildet sein. Diese Annahme stimmt auch mit der Untersuchung Ziegler's bei Cyclas überein.

Auf den jüngsten Stadien von Mytilus, die mir zur Untersuchung vorlagen, fand ich die Entwickelung des Herzens bereits ziemlich weit vorgeschritten, es liegt aber die Annahme nahe, daß die ersten Entwickelungsvorgänge im Trochophorastadium ganz ähnliche sind, wie Ziegler[1]) von Cyclas cornea angegeben hat; daß nämlich in der zu beiden Seiten des Urdarmes gelegenen streifenförmigen Masse von Mesodermzellen sich einige Elemente zu den sog. Pericardialbläschen differenzieren, die sich strecken und den Darm in der bekannten Art und Weise umwachsen. Fig. 12 stellt einen Querschnitt durch die linke Hälfte der Herzregion eines 1,3 mm langen und 1 mm breiten Tieres dar. Herz und Pericardium haben sich bereits gesondert. Während die Herzwand als ein feines Plattenepithel den Enddarm ziemlich dicht umschließt, so daß die Herzhöhle nur als ein freier Spaltraum auf den Querschnitten erscheint, hat sich die überaus zarte Pericardialwand weit abgehoben und umschließt eine namentlich dorsal und seitlich vom Herzblatt sehr ansehnlich entwickelte Pericardialhöhle. Auch die beiden Vorhöfe sind bereits angelegt. Sie stellen sich als einfache, schlitzförmige Einstülpungen der Pericardialwand dar. Die Einstülpungsstelle bleibt als ein sehr schmaler, von dem feinen Mantelepithel fast ganz verschlossener Schlitz bestehen, während sich das Lumen im blinden Ende des eingestülpten Sackes ziemlich ansehnlich erweitern kann. An gewissen Stellen zeigt sich das Epithel der Vorhöfe histologisch

1) Ziegler, Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLI.

Digitized by Google

noch vollkommen oder doch nahezu übereinstimmend gestaltet wie das Pericardium. An anderen Orten, und zwar besonders an der ventralen und äußeren Wand des linken Vorhofes, macht sich bereits eine eigenartige Differenzierung des Epithels bemerkbar. Die Zellen erscheinen ansehnlich groß, besitzen umfangreiche, scharf hervortretende Kerne und erheben sich buckelförmig gegen die Pericardialhöhle und das Vorhofslumen, so daß die Grenzflächen des Epithels nicht mehr ganz glatt sind. Im Innern des Vorhofes finden sich vereinzelte Mesenchymzellen, die aber wahrscheinlich auf diesem Stadium noch als zufällige Befunde zu deuten sind. Die Vorhöfe stehen mit dem Lakunensystem in offener Verbindung. Eine innere Herzwand ist noch nicht zur Ausbildung gekommen.

Fig. 13 giebt auf dem Querschnitt ein Situsbild von einem 3 mm langen Tier; der Schnitt geht durch den Krystallstielsack des Magens. Das Tier ist von vorn nach hinten geschnitten, der rechte Vorhof der Zeichnung ist somit der eigentliche linke und der linke der Zeichnung der thatsächlich rechte. In der Mitte des Bildes liegt der hinterste Abschnitt des Magens, darunter der Fuß, zu dem die Retractoren gehen. Rechts und links von diesen finden sich die Schläuche des Bojanus'schen Organs, die ihrerseits wieder lateralwärts an die Kiemen stoßen. Links vom Magen liegt ein Leberschlauch und rechts der Darm. Dorsalwärts von dem Leberschlauch, dem Magen und dem Darm ist das Pericardium mit den beiden Vorhöfen gelegen. Lateralwärts verläuft das Pericardialepithel, das mit dem ektodermalen Hautepithel stellenweise dicht verwachsen ist; dorsal legt es sich dem Sinusepithel an. Die Einstülpung des Pericards zu den Vorhöfen erstreckt sich über die letzten zwei Drittel der ganzen Längsausdehnung des Pericardiums, sie stellt also einen langen, horizontal verlaufenden Schlitz auf jeder Seite dar. Die in Fig. 13 sichtbare Ausmündung in das Lakunensystem ist stellenweise durch Bindegewebe, oftmals auch durch Muskelfibrillen geschlossen. Auf diese Weise entsteht aus der einfachen schlitzförmigen Spalte eine Reihe hintereinander gelegener Oeffnungen. Betreffs der Vorhöfe ist hier zum ersten Mal zu beachten, und dies tritt am linken Vorhof deutlich zu Tage, daß dieselben sich ventralwärts senken. Ihr Epithel ist nicht mehr deutlich einschichtig, sondern es wird an verschiedenen Stellen deutlich zweischichtig (Fig. 13b und 13c von Nachbarschnitten entnommen). Die Zellkerne erscheinen scharf konturiert und lassen die chromatischen Elemente und den Nucleolus in den

meisten Fällen gut erkennen; die protoplasmatische Zellsubstanz zeigt eine einfache Körnelung. Kernteilungen, bei denen eine Hälfte der Spindel dem Vorhofslumen zugekehrt ist, bedingen den Uebergang des einschichtigen Vorhofsepithels zum zweischichtigen. Nach vollzogener Teilung der Mutterzelle rückt die eine Tochterzelle auf die gegenüberliegende Seite. Auf die Zellteilung folgt oftmals, wie Fig. 13d zeigt, eine Auswanderung der Zellen aus dem epithelialen Verband und ein Uebertreten in das Lumen der Vorhöfe. Diese Auswanderung der Zellen läßt sich in der Regel nur an der ventralen Vorhofswand beobachten. Dabei bemerkt man, wie die in Auswanderung begriffenen Zellen pseudopodienartige Plasmafortsätze aussenden, die sich weit über das Epithel erheben und in das Lumen hineinragen. Der oben erwähnte partielle Verschluß der schlitzförmigen Einstülpung der Vorhöfe durch Mesenchym- und Muskelzellen ist in Fig. 13d ebenfalls zur Anschauung gebracht.

Das vom Darm durchsetzte Herz zeigt auch auf diesem Stadium noch ein sehr geringes Lumen (Fig. 13 und 13a). In der äußeren Herzwand befinden sich hauptsächlich Ringfibrillen, aber auch längsverlaufende Muskelfasern, welchen sehr verschiedenartig gestaltete Zellen aufsitzen. Dieselben haben einen reich gekörnten Protoplasmaleib mit scharf konturiertem Kern, welcher oftmals den Nucleolus und chromatische Elemente erkennen läßt. Vielfach findet man im Epithelbelag steckend einige Zellen, deren Protoplasma sehr stark granuliert ist. Ich möchte sie für Schleimzellen halten, welche im Begriff sind, sich aus dem epithelialen Verbande loszulösen, um in die Pericardialhöhle zu wandern. Der lateralen Herzwand müßte somit eine sekretorische Thätigkeit zukommen.

Aus dem Vorstehenden geht also hervor, daß die innere dem Darme zugekehrte Wand der Pericardialhöhle direkt zur äußeren Herzwand wird, in derselben Weise, wie das auch von Ziegler angegeben wird. Korschelt und Heider, welche in ihrem Lehrbuch auf Grund der Ziegler'schen Beobachtungen eine eingehende Beschreibung des Lamellibranchier-Herzens liefern, geben den Ziegler'schen Angaben eine Deutung, die somit nach meinen Befunden keineswegs den Thatsachen entspricht. Sie glaubten ihn so verstehen zu müssen, „daß von jener Wand des Bläschens" (nämlich der inneren Pericardialwand) „sich diejenigen Elemente abspalten, welche die Herzwand liefern, während die Wand des Pericardialbläschens selbst das bekleidende Peritonealepithel dar-

stellt. Der gleiche Vorgang würde sich bei Bildung der Vorhöfe wiederholen". Demgegenüber muß ich jedoch hervorheben, daß meine Untersuchungen für Mytilus ergeben haben, daß die Ziegler'sche Ausdrucksweise „die innere Wand dieses Sackes, die mediane Wand des Pericardialbläschens, wird die Herzwandung" in ihrer Knappheit genau das Richtige trifft. Eine Spaltung dieser Wand in zwei Blätter im Sinne Korschelt's und Heider's findet nicht statt.

Das deutlich einschichtige Darmepithel, welches an der Innenseite mit Flimmern besetzt ist, hat mehr oder minder gleichartige Kerne, welche zum Teil einen Nucleolus enthalten und eine Anzahl chromatische Elemente erkennen lassen. Diesem Darmepithel liegen an einzelnen Stellen Mesenchymzellen auf, die sich zu endothelartigen Bildungen zu gruppieren beginnen. Das auf älteren Stadien völlig ausgebildete Endothel bildet die innere Wand des Ventrikels. Obwohl ich die Herkunft der das Endothel zusammensetzenden Zellen nicht direkt beobachten konnte, so besteht doch für ihre Entstehung nur die eine Möglichkeit, daß sie auf Zellen der primären Leibeshöhle zurückzuführen sind, welche bereits vor Verwachsung der beiden Pericardialbläschen an Ort und Stelle vorhanden waren und sich nach Vereinigung der letzteren in der Weise allmählich zu einem Endothel aneinander lagern, wie ich es oben beschrieben habe.

Weder Ziegler noch Korschelt und Heider[1]) thun der inneren Herzwand irgend welche Erwähnung.

Die Herzhöhle selbst ist keineswegs frei von zelligen Elementen. Als solche kommen in Betracht einmal Muskelzellen, welche meist in der Nachbarschaft der äußeren Herzwandung die Herzhöhle durchqueren, sodann vereinzelte Mesenchymzellen, welche entweder denselben Ursprung haben dürften wie die Zellen der inneren Herzwand, oder aber auf Mesenchymzellen zurückzuführen sind, welche erst nachträglich in die Herzhöhle eingewandert sind. Die letzteren sind von ovaler Form und besitzen granuliertes Plasma; ihre Kerne lassen Kernkörperchen und chromatische Elemente erkennen. Neben diesen Elementen habe ich vereinzelt Muskelzellen gefunden, welche der Ringfibrillenschicht des Herzens eng benachbart waren.

Ein weiteres Stadium der Entwickelung zeigt Fig. 14; es

1) Korschelt und Heider, Lehrb. der vergl. Entwickelungsgeschichte, Heft 3, 1893.

Digitized by Google

findet sich in Tieren, die eine Länge von 4 mm erreicht haben. Wie in Fig. 13 der thatsächlich linke Vorhof, im Bilde der rechte, es war, der sich, ohne daß das Pericardium daran teilhatte, ventralwärts senkte, so ist es auch bei diesem Objekt wieder der linke Vorhof, welcher mit der ventralen linksseitigen Pericardiumwand, und zwar jetzt gleichzeitig, beträchtlich weiter nachgiebt ventral zu als der rechte. Es entsteht so auf der linken Seite ein ansehnliches Divertikel des Pericardiums, das Grobben [1]) im ausgebildeten Tier bereits nachwies, das am vorderen Winkel des Pericardiums verläuft und bei vollständiger Ausbildung schräg von dorsal und vorn nach ventral und hinten sich erstreckt. Die Vorhöfe folgen im ausgebildeten Tiere diesem Pericardialdivertikel und treiben nach vorn zu eine gefäßartige Fortsetzung, welche zuerst von Sabatier [2]) beschrieben und von ihm als „veine afférente oblique" bezeichnet wurde. Sabatier bezeichnet den kanalartigen Nebenraum als „douloir" und neigt dazu, ihn dem Bojanusschen Organ zuzurechnen. Die Nierenspritze mündet aber nur in diesen Nebenraum der Pericardialhöhle.

Der rechte Vorhof steht in der Entwickelung dem linken nach, er ist fast gänzlich einschichtig und stößt ebenso wie der linke Vorhof mit den vom Ventrikel gebildeten Herzohren zusammen. Der linke Vorhof ist durch Bindegewebsmassen in weit vollkommenerer Weise als der rechte verschlossen. Besonders im ventralen Abschnitt dieses Atriums finden sich viele in das Lumen des Vorhofes eingewanderte Epithelzellen. Vereinzelt treten auch zum ersten Male Muskelfibrillen auf; sie durchsetzen aber noch nicht den ganzen Vorhof, sondern finden sich nur in näherer Nachbarschaft der Vorhofswandungen. Ferner treten bereits neben dem großen schon oben erwähnten rechtsseitigen Divertikel kleinere unregelmäßige Ausbuchtungen der Vorhofswände auf.

In Fig. 14a sieht man auf einem Nachbarschnitt die dorsale Vorhofswand in der Flächenausdehnung getroffen. An die äußerste Zellreihe, deren Elemente flach und breit sind, setzen sich die benachbarten, in der Flächenansicht polygonal erscheinenden, an. Ihre Kerne lassen Kernkörperchen und chromatische Elemente

---

1) Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse, Wien, Alfred Hölder, 1888.

2) Sabatier, Anatomie de la moule commune. Annales des Sciences natur., Série 6, T. V, 1877, p. 36—37.

erkennen. Um diese Kerne sind Konkrementkörper gelagert, die hier zum ersten Male auftreten. Sie liegen hauptsächlich in den centralen Zellteilen, während an der Peripherie infolge der Abnahme und des Fehlens der Konkremente eine helle Zone entsteht, die sich mehr oder weniger von den dunkleren Innenteilen abhebt. Die Konkrementkörper, auf die ich später nochmals zurückkomme, sind hell-gelblichbraun oder gelbgrün bis schwärzlich gefärbt und stark lichtbrechend. Sie sind der GROBBEN'schen Pericardialdrüse, d. i. drüsige Anhangsgebilde der Vorhöfe, eigentümlich.

Weiterhin erscheint ein Fortschritt in der Entwickelung dadurch gewonnen (Fig. 14), daß beide Atrien sich dem Ventrikel eng anlegen und die Epithelien beider, nachdem die laterale Herzwand jederseits ein Divertikel gebildet hat, miteinander verschmelzen. Dabei hat es den Anschein, als ob das linke Herzohr in der Mitte bereits verdünnt oder gar perforiert wäre, so daß schon eine Atrio-Ventrikularöffnung gebildet worden wäre. Jedoch kommt bei so jungen Stadien noch niemals ein solcher Durchbruch zustande; erst auf Stadien von $6^1/_2$ mm läßt sich die erste Atrio-Ventrikularöffnung mit Sicherheit nachweisen. Die auf den jüngeren Stadien sich findende Verdünnung der lateralen Herzwand war in dem untersuchten Exemplar nur auf zwei Schnitten sichtbar. Es machte mir den Eindruck, als ob an diesen verdünnten Stellen lediglich die protoplasmatischen Zellkörper erhalten geblieben wären, während sich die Kerne peripher zurückgezogen hätten.

Die äußere Herzwand besteht aus einem einschichtigen Epithel. Es sind sehr plasmareiche Zellen, von denen sich einige, wie es sich bereits auf dem jüngeren Stadium angedeutet zeigte, von der Basalmembran loslösen. Einige stecken noch zwischen den einzelnen Zellen, um dann als Schleimzellen in die Pericardialhöhle abgestoßen zu werden. Im Herzlumen finden sich die Mesenchym- und Blutzellen, welche teilweise der lateralen Herzwand eng anliegen, in reichlicherer Menge als in den jüngeren Tieren. Die Muskelfibrillen liegen auch hier noch in nächster Nachbarschaft der lateralen Herzwand und sind weniger stärker entwickelt als auf dem vorhergehenden Stadium. Die bereits auf den jüngeren Stadien in der Herzhöhle in der unmittelbaren Nähe der Darmwand gelegenen Mesenchymzellen haben sich nunmehr zu einem nahezu vollständigen Endothel aneinander geschlossen und stellen die innere Herzwand dar. Auf Schnitten weiter nach vorn ist das Herz stärker entwickelt; die innere Herzwand ist vollkommen

zur Entwickelung gelangt, doch macht sich hier die Erscheinung bemerkbar, daß auf der Dorsalseite sich sowohl die äußere, wie die innere Herzwand weiter vom Darm abgehoben haben, der Darm somit excentrisch zu liegen scheint.

Wie schon Grobben in seiner oben citierten Arbeit zuerst festgestellt und durch seine Fig. 4 klargelegt hat, stehen die Vorhöfe am hinteren Rande des Herzbeutels miteinander in Verbindung. Dieselbe ist schmal und zeigt bei älteren Tieren dieselben Anhangsgebilde wie der übrige Teil der Vorhöfe: die Pericardialdrüse.

Fig. 15 zeigt von einem 5—6 mm großen Objekte die hintere Verbindung der Vorhöfe auf einem Querschnitt. Diese Verbindung wurde von allen Untersuchern vor Grobben übersehen. Diese Thatsache ist wohl nur dem Umstande zuzuschreiben, daß die Pericardialhöhle an dieser Stelle rinnenförmig gestaltet ist, und die Pericardialwände sich ventral zu konvex, dorsalwärts konkav krümmen. So erscheint die Pericardialhöhle auf den Querschnitten hornähnlich oder sichelförmig geformt, und die Verwachsungsstellen der Pericardial- und Vorhofswände rücken an die seitlichen und dorsalen Sichelenden. Die Vereinigungsstelle der beiden Vorhöfe miteinander ist nur eng und liegt ventral vom Darm diesem dicht benachbart, so daß sie bei nicht genauer Untersuchung leicht übersehen werden kann. Auf jüngeren Stadien ließ sich ebensowenig eine Verwachsung des Pericardiums mit dem Bindegewebe, wie eine Kommunikation der Vorhöfe, nachweisen. Im dorsalen Teil kommt es zu einer innigen Verwachsung mit dem Sinusepithel; dabei tritt der exkretorische Charakter des Pericardiums deutlich zu Tage (Fig. 15). Die Oeffnungen der Atrien in das Lakunensystem sind im hinteren Abschnitte der Vorhöfe nicht mehr nachzuweisen. Zwischen dem ektodermalen Hautepithel und der linken Pericardialwand liegt reichliches Bindegewebe, das mit dem Pericardium verwächst und die Vorhofsmündungen verschließt. In den Vorhöfen, in denen innen einige Stellen sich noch einschichtig erhalten haben, finden sich in wechselnden Richtungen hinziehende Muskelzüge und außerdem viele Mesenchymzellen, eingewanderte Blutzellen und besonders konkrementhaltige Zellen, welche von den Vorhofswänden losgelöst sind. An den Vorhöfen selbst ist der drüsige Charakter und die Lappenbildung, welche beide zur Bildung der Pericardialdrüse führen, nicht mehr zu erkennen.

Das Herz, welches auf diesem Schnitte (Fig. 15) nur noch

Digitized by Google

die terminale Kuppe zeigt, läßt beide Wände erkennen. Ein Lumen ist auf diesem Schnitt nicht mehr zu sehen, nur noch konzentrisch geordnete Muskelzüge. — Die oben beschriebene Kommunikation der Vorhöfe in ihrem hinteren Abschnitte tritt bei fast ausgewachsenen Tieren, wie Fig. 16 zur Anschauung bringt, noch deutlicher hervor. Die Pericardialwand ist an der Ventralseite in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Bindegewebe verwachsen. Dorsal vereinigt sie sich mit dem Sinusepithel, und es bildet sich, indem zwischen beide Blätter Mesenchymgewebe eintritt, zwischen Sinus- und Pericardialhöhle eine lamellöse Scheidewand, die dorsal und ventral von je einem platten Epithel begrenzt wird; das Mesenchym hält beide Blätter fest zusammen. Die vereinigten Vorhöfe zeigen besonders links eine reiche Faltung und stehen auf diesem Schnitte mit dem Lakunensystem in offener Verbindung. Die ganzen Vorhöfe werden von Muskelbalken durchsetzt, dazu finden sich in ihnen indifferente Mesenchymzellen und vor allem konkrementhaltige Zellen, welche von den Vorhofswänden herstammen. Aehnlich wie in Fig. 15 ist das Herz auch hier in seinem hintersten Abschnitt getroffen; es läßt sich aber noch recht deutlich ein Lumen nachweisen, welches vielfach von Muskelsträngen durchsetzt ist. Die innere sowohl wie die äußere Wand des Ventrikels sind mehrschichtig und heben sich deutlich von dem anderen Gewebe ab. Im Innern des Herzens liegt wieder der Enddarm mit seinem einschichtigen Epithel.

Wie schon weiter oben erwähnt, entstehen die Vorhöfe als laterale schlitzförmige Einstülpungen des Pericardiums, welche später jedoch streckenweise durch Bindegewebe verschlossen werden. Indem überdies noch die Einstülpungsränder an verschiedenen, wie es scheint, bei verschiedenen Individuen wechselnden Stellen miteinander vollkommen verwachsen, finden sich auf bestimmten Entwickelungsstadien statt der langgezogenen, schlitzförmigen Oeffnungen der Vorhöfe in die primäre Leibeshöhle jederseits eine Reihe gesonderter Perforationen. Die Linie, an welcher Pericardium und Vorhöfe miteinander verwachsen, bezw. die Vorhofslumina in die primäre Leibeshöhle sich öffnen, verläuft nicht vollkommen horizontal, sondern erscheint in ihrem hinteren Abschnitt um ca. 45° nach der Dorsalseite zu verschoben. Dieses Verhalten, welches Fig. 17 zur Anschauung bringt, läßt sich dadurch erklären, daß infolge der oben bereits erwähnten sichelförmigen Krümmung des Pericardiums der ursprünglich seitlich verlaufende Einstülpungsschlitz der Vorhöfe dorsalwärts rücken muß. Diese

Digitized by Google

Beobachtung konnte ich zuerst auf einem Stadium von $6^1/_2$ mm Länge machen. Bei flüchtiger Untersuchung könnte man zu der Annahme kommen, daß der Vorhof in den dorsalen Sinus mündet; doch konnte ich auf keinem Schnitt eine freie Oeffnung konstatieren, sie war jedesmal, wie auch in diesem Falle, durch Bindegewebe und Muskelfasern verlagert (Fig. 17).

Das Herz zeigt bei diesem Objekte (Fig. 17) insofern eine Absonderlichkeit, als es einen Blindsack treibt, der sich weiter nach hinten zu verliert. Nach vorn zu wird die Kommunikation mit dem ausgestülpten Teile allmählich breiter, und dadurch schwindet der Gegensatz zwischen dem eigentlichen Herzen und dessen Blindsack. Das Herz erscheint vorn durchaus einheitlich. Es handelt sich hier scheinbar nur um eine Abnormität, die vielleicht durch gewisse Kontraktionszustände der Herzwandungen hervorgerufen sein möchten. Solche individuelle Verschiedenheiten sind in der Entwickelung des Tieres, wie auch die Beschreibung des Bojanus'schen Organs lehrte, nichts Auffallendes. Beide Herzwände sind als einschichtiges Epithel deutlich erkennbar. Bei den angewendeten Vergrößerungen lassen sich aber nur wenige Muskelfibrillen und Zellen im Herzlumen nachweisen.

Auf demselben Stadium läßt sich noch ein weiterer Fortschritt in der Entwickelung darin erkennen, daß hier zum ersten Male, und zwar nur einseitig, eine Atrio-Ventrikularöffnung auftritt. Fig. 18 giebt ein Bild von dieser Oeffnung. Dieselbe ist nur auf 2 Schnitten sichtbar und stellt einen schmalen Spalt dar. Die den Spalt bildenden Wände sind durch Verschmelzung von Atrial- und Ventrikelwand entstanden und lassen in ihrem Innern bereits eine Muskulatur erkennen. Hier ist es der rechte Vorhof, welcher dem linken in der Entwickelung vorausgeeilt ist. Der systolische rechte Vorhof, welcher durch die Atrio-Ventrikularöffnung mit dem scheinbar in Diastole sich befindenden Herzen in Verbindung getreten ist, ist an seiner Anheftungsstelle an der lateralen Seite geschlossen und zeigt ganz ansehnliche Aussackungen, an denen wieder besonders der drüsige Charakter, sowie die reiche Einlagerung von Konkrementen zur Anschauung kommt. Die histologische Zusammensetzung des rechten Vorhofes ist die gleiche wie die des linken, auch er zeigt keine Oeffnung in das lakunäre System. Auch nach diesem Befunde scheint es mir, als ob die oben beschriebene schlitzförmige Oeffnung erst weiter nach hinten ihren Anfang nimmt. Der vordere Abschnitt der Vorhöfe, insonderheit die gefäßartige Fortsetzung derselben nach vorn, die

Digitized by Google

„veine afférente oblique", sowie eine kleine Partie hinter der Atrio-Ventrikularöffnung kommunizieren nicht direkt durch die seitlichen Spalträume mit dem Lakunensystem. In dieser Region sind die Spalten bereits vollständig geschlossen. Daß der vordere Teil der „veine afférente oblique" vollkommen frei in dem „couloir" liegt, wie SABATIER angiebt, konnte ich nicht feststellen.

In seinem vorderen Teile ist beim Herzen nichts mehr von dem Fig. 17 besprochenen Blindsacke zu sehen. Die in dieser Partie noch so wenig differenzierte und wenig Muskulatur führende äußere Herzwand läßt in der vorderen Partie (Fig. 18 und 18a) eine ansehnliche Stärke erkennen. Einem einschichtigen Plattenepithel, dem besonders dorsal und ventral nach innen zu Ringmuskelfasern anliegen, sind an der lateralen Seite der Herzwand, ebenfalls nach innen zu, neben einigen dünnen Muskelfasern Mesenchymzellen angelagert. Tangentialschnitte durch die Herzwand lassen neben den Ringfibrillen noch längsverlaufende Muskelfasern erkennen, doch scheint es mir, als ob diese mehr der lateralen Herzwand angehören. Der letzteren sitzen ferner an ihrer Außenseite verschieden gestaltete Schleimzellen auf, die in die Pericardialhöhle vorspringen.

Die zuerst erwähnten Mesenchymzellen sind von wechselnder Größe und meist kuppenförmig ins Herzlumen vorragend. An ihrem distalen Ende liegt der Kern, welcher deutlich Membran und chromatische Elemente erkennen läßt. Das Plasma zeigt eine verschieden starke Granulierung und läßt dadurch mehr oder weniger scharf die Zellgrenzen erkennen. Bezüglich der in die Pericardialhöhle vorspringenden Schleimzellen ist zu bemerken, daß dieselben blaß und vielfach vakuolisiert erscheinen. Ihre Zellgrenzen sind äußerst zart, ohne scharfen Kontur, mit basal gelegenem Kern.

Die innere Herzwand zeigt in der vorderen Partie dasselbe Verhalten, wie Fig. 17 hinten, d. h. sie ist auch hier ein durchaus einschichtiges Plattenepithel.

Noch ein weiteres Stadium der Entwickelung läßt sich bei diesen $6^1/_2$ mm langen Tieren nachweisen. Es tritt nämlich hier zum ersten Male an der bei Mytilus ausschließlich existierenden vorderen Aorta, welche mit einer bulbösen Anschwellung beginnt, eine Semilunarklappe auf. Nach SABATIER's[1]) Beobachtungen sind „sigmoide Klappen" vorhanden, welche den Rückfluß des Blutes

1) SABATIER, Anatomie de la moule commune. Annales des Sciences natur., Série 6, T. V, 1877, p. 36—37.

Digitized by Google

zum Herzen verhindern sollen. Auch Grobben[1]) hat nur eine Semilunarklappe gefunden. Dieselbe entspringt an der bulbösen Aortenanschwellung und reicht bis über die Mitte des Bulbus dorsalwärts derart, daß die freien Ränder der Klappe nach vorn zugekehrt sind. Es erhellt hieraus zur Evidenz, daß die Klappe bestimmt ist, den Rückfluß des Blutes zum Herzen zu verhindern. Nach stattgehabter Ventrikelsystole und folgender Ausfüllung des Aortenbulbus mit Blut wird die Semilunarklappe gespannt derart, daß ihre Konkavität nach vorn gerichtet ist und die Seitenflügel gespannt werden. Die Klappe allein scheint noch keinen genügenden Verschluß herbeiführen zu können; denn an der dorsalen Wand des Bulbus aortae finden sich cirkulär verlaufende Muskelfasern, welche bei der Ausfüllung des Aortenbulbus mit Blut eine Ausdehnung erfahren und dadurch befähigt werden, bei der folgenden Diastole des Ventrikels wieder in den Ruhezustand zurückzugehen, um somit endlich die obere Aortenwand gegen die Klappe anzudrücken und damit den vollständigen Verschluß herbeizuführen.

Das älteste von mir auf Schnitten untersuchte Stadium habe ich bereits einmal weiter oben, bei Besprechung der hinteren Kommunikation der Vorhöfe, näher erörtert. Es erübrigt nun noch, von diesem, ohne Schale 2 $^1/_4$ cm großen Objekte die Atrio-Ventrikularklappe und die von Grobben so benannte Pericardialdrüse zu besprechen.

Wenngleich meine Untersuchungen über das lebende Gewebe der Pericardialdrüse auch an den größten hier bei Warnemünde vorkommenden Mytili vorgenommen sind, dürfte es doch hier durchaus genügen, wenn ich das Verhalten bei den erst 2 $^1/_4$ cm langen Muscheln schildere, da bei diesen die Verhältnisse bereits im wesentlichen die gleichen sind, wie sie Grobben für die Pericardialdrüse der voll ausgewachsenen Tiere auseinandergesezt hat. Soweit meine Untersuchungen sich mit denen Grobben's decken, folge ich seinen Ausführungen, indem ich nochmals auf die weiter oben von mir bereits citierte Arbeit verweise.

Nach Grobben's vielseitigen Untersuchungen „erscheint die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten in zwei verschiedenen Formen: 1) in der Form von drüsigen Läppchen oder Falten am Vorhofe des Herzens und 2) in Form von im Mantel gelegenen, aus vielfach sich verzweigenden Blindsäckchen bestehenden Drüsen,

1) Grobben, Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten, Wien, Alfred Hölder, 1891.

welche im vorderen Winkel des Pericardiums in diesen einmünden." Es kommt bei Mytilus nur die erste Form vor.

Bei makroskopischer Betrachtung und vorheriger Oeffnung des Pericardiums fallen rechts und links die in den Ventrikel einmündenden Atrien durch die mächtigen, weit in den Pericardialraum vorspringenden Anhänge, sowie durch deren bräunliche bis schwärzliche Färbung auf. Auch die Kommunikation der Vorhöfe am hinteren Ende zeigt diese Anhangsgebilde. An dem distalen Ende der „veine afférente oblique" sind jedoch keine Anhänge zu erkennen. Je weiter man sich der Stelle nähert, an der der kanalartige Fortsatz entspringt, desto deutlicher treten sie hervor, bis sie vor der Atrio-Ventrikularöffnung, sowohl an der dorsalen wie ventralen Seite, ihre stärkste Ausbildung erfahren. Oftmals ist eine Asymmetrie zu konstatieren; es scheint mir in diesem Falle, als ob der linke Vorhof eine stärkere Fältelung aufweist. „Die Drüsenanhänge verdanken ihren Ursprung lokalen reich entwickelten Faltungen der Vorhofswand, an denen das drüsig entwickelte Pericardialepithel eine ansehnliche Höhe erlangt hat. Der ganze Vorhof wird außen von einem einfachen Epithel überzogen, dessen Zellen verschiedene Dimensionen aufweisen, entweder wie an den glatten Wandteilen des Vorhofes flach und breit, oder wie an den Drüsenanhängen bis cylindrisch und in diesem Falle bis gestreckt sind. Die Zellen bilden kein geschlossenes Epithel, indem sie sich nicht in ihrer ganzen Höhe gegenseitig anschließen, sondern stoßen nur in ihrem Basalabschnitte aneinander, während sie mit ihrem übrigen Körper frei vorragen. In den Fällen, wo die Zellen cylindrisch gestaltet sind und dicht gedrängt nebeneinander stehen, gewinnt es allerdings den Anschein, als ob dieselben mit ihrer ganzen Scheidewand an die benachbarten angrenzten. Es läßt sich jedoch in vielen Fällen eine Spalte nachweisen, welche bis zur Basis zweier Zellen hinabreicht, wodurch die oben gemachte Angabe ihre Begründung erlangt." Der obere Teil der Epithelzellen ist kuppenförmig gestaltet und enthält reichlich Konkrementeinlagerungen von hell-gelblichbrauner oder gelbgrüner bis schwärzlicher Farbe. Ihre Größe ist sehr schwankend und die Lichtbrechung eine bedeutende. GROBBEN's Beobachtung, daß jede kuppenförmig gestaltete Zelle eine lange, schwingende Geißel trägt, kann ich nicht zustimmen. Alle von mir im lebenden Zustande untersuchten ausgewachsenen Mytili der Ostsee ließen nur vereinzelte Geißelzellen, wie ich eine in Fig. 19a wiedergebe, zwischen den kuppenförmigen Zellen erkennen. Bei Klopf- sowie bei Zupfpräparaten ließen sich diese Zellen recht oft ab-

Digitized by Google

seits von dem Zellverbande noch flottierend nachweisen. Auch auf Zusatz von Osmiumsäure, Essigsäure, Sublimat und nach Färbung der Präparate mit Methylenblau war es mir nicht möglich, an jeder kuppenförmigen, mit Konkrementen beladenen Zelle eine schwingende Geißel zu finden. Die von mir beobachteten Geißelzellen sind birnförmig und lassen an der Breitseite nahe der Oberfläche einen bläschenförmigen Kern mit Kernkörperchen und viele Konkrementeinlagerungen von oben beschriebener Art erkennen. Gegen die tiefer eingestülpten Partien hin nimmt die Konkrementablagerung zu, was Grobben dadurch erklärt, daß diese Schlauchpartien reicher von Blut umströmt werden. In diesen Schlauchpartien finden sich häufig abgestoßene Epithelzellen, welche sich dadurch auszeichnen, daß sie besonders reich mit Konkrementkörpern beladen sind. Diese Konkrementkörper gelangen durch den Nierentrichter nach außen. Neben diesen Einlagerungen fand ich in den lebenden Zellen der eingestülpten Schlauchpartie blasse Kugeln.

In der „veine afférente oblique" finden sich sehr große Zellen, welche keine Konkrementeinlagerungen erkennen lassen. Der Kern liegt gewöhnlich an der breiten Basis. Auffallend sind die Zellen dadurch, daß sie besonders stark vakuolisiert sind; dieses dürfte für die Wasser abscheidende Thätigkeit der Zellen sprechen.

Nach Klarlegung des Baues der Pericardialdrüse erübrigen zum Schlusse noch einige Bemerkungen über das Herz und die Atrio-Ventrikularöffnungen beim ausgebildeten Tiere.

Aeußere wie innere Herzwand sind mehrschichtig, und besonders die erstere läßt in sich viele Muskelelemente erkennen. Ihre Wand geht direkt in die Klappen über, welche eine weite Oeffnung besitzen und ebenfalls reich an Muskelelementen sind. An der Außenseite, besonders der rechten, fand ich viele Schleimzellen. Dieses Verhalten konnte ich bereits auf jüngeren Stadien konstatieren. Es berechtigt zu der Annahme, daß der Herzwand Sekretionsfähigkeit zukommt.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Seeliger. Es sei mir gestattet, ihm auch an dieser Stelle für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die Unterstützung, die er mir dabei mit Rat und That lieh, aufrichtig zu danken.

Auch Herrn Professor Dr. Will spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse aus.

Digitized by Google

Tafelerklärung

Tafel IX.

Fig. 1. Totalbild eines ca. 2 mm langen Tieres von Mytilus edulis in seitlicher Ansicht. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 2. Querschnitt durch die vordere Partie eines 1,4 mm langen und 1,1 mm breiten Tieres. Rechtes Nierenbläschen aus einem Nachbarschnitt eingetragen. Ok. 1, Obj. IV.

Fig. 3. Querschnitt durch das linke Nierenbläschen eines anderen Tieres gleichen Alters bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 1, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 3a. Das linke Nierenbläschen der Fig. 2 zeigt bei stärkerer Vergrößerung, wie das ektodermale Epithel der Mantelhöhle einen Zapfen treibt, dem sich das Nierenbläschen eng anlegt. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 4. Querschnitt durch das rechte Nierenbläschen der Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 5. Querschnitt durch das linke Nierenbläschen der Fig. 2, weiter nach hinten. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 6. Querschnitt durch die linke Nierenspritze und durch einen Blindsack der Niere von einer 5—6 mm großen Muschel. Ok. 1, Oelimmers. $^1/_{12}$. Siehe Situsbild Fig. 7.

Fig. 6a. Querschnitt durch die rechte Nierenspritze desselben Individuums, an welcher der Durchbruch durchs Bojanus'sche Organ noch nicht erfolgt ist. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$. Siehe Situsbild Fig. 9.

Fig. 7. Situsbild des linken Bojanus'schen Organs mit seinen Blindsäcken. Die ** deuten an, daß an diesen Stellen sich sehr zahlreiche Konkretionen finden. Ok. 2, Obj. III.

Tafel X.

Fig. 8. Das linke Bojanus'sche Organ von einem ca. 6 mm langen Tiere im Querschnitt, mit zahlreichen Blindsäcken. Ok. 2, Obj. III.

Fig. 9. Situsbild des rechten Bojanus'schen Organs mit Nierenspritze und Ureter im Querschnitt, dasselbe Tier wie Fig. 7. Ok. 1, Obj. III.

Fig. 10. Querschnitt durch den rechten Ureter; dasselbe Tier wie Fig 9. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 10a. Zellen vom Epithel des Ureters; von demselben Tier. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 11. Schnitt durch den linken Ureter desselben Tieres, welcher in seinem ganzen Verlaufe den mit Flimmern besetzten Kanal zeigt. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 12. Schnitt durch das jüngste Stadium, Länge 1,3, Breite 0,1 mm, welches die Einstülpung des linken Vorhofes und die äußere Herzwand zeigt. Ok. 1, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 13. Querschnitt durch eine 3 mm lange Muschel. Ok. 1, Obj. IV.

Fig. 13a. Teil der Herzregion des vorigen Tieres bei stärkerer Vergrößerung. *L. V.* linker Vorhof, *a. H.* äußere, *i. H.* innere Herzwand, *D* Darm. Ok. 1, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 13b. Schnitt durch einen einschichtigen Teil des linken Vorhofes; 2 Schnitte weiter nach hinten. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 13c. Schnitt durch einen zweischichtigen Teil vom rechten Vorhof desselben Tieres. Ok. 1, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 13d. Einstülpungsstelle des rechten Vorhofes desselben Tieres; einige Schnitte weiter nach vorn. *R. V.* Eingang in den rechten Vorhof, durch Mesenchym- und Muskelzellen an diesem Schnitt versperrt, *M. f.* Muskelzelle, * Zellen, die aus der ventralen Vorhofswand in das Lumen des Vorhofes eingewandert sind. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Tafel XI.

Fig. 14. Querschnitt durch eine fast 4 mm lange Muschel. Das Pericardium hat sich mit dem linken Vorhof ventralwärts gesenkt, und die Vorhöfe haben sich der äußeren Herzwand angelegt. Ok. 1, Obj. III.

Fig. 14a. Flächenschnitt durch die dorsale Vorhofswand, etwas weiter nach vorne als Fig. 14. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Fig. 15. Ein durch die hintere Partie einer 5—6 mm langen Muschel geführter Querschnitt, auf dem sich die Vorhöfe ventral vom Darm miteinander vereinigen. Die terminale Kuppe des Herzens *H* ist nur noch sichtbar. Ok. 2, Obj. III.

Fig. 16. Die Kommunikation der Vorhöfe von einem ca. $2^1/_2$ cm langen, aus der Schale herausgenommenen Tiere, Querschnitt. Die Vorhöfe mit drüsigen Läppchen und Faltenbildung. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 17. Querschnitt durch ein $6^1/_2$ mm langes Tier, auf dem die schlitzförmige Einstülpung des rechten Vorhofes, welche durch Bindegewebe und Muskeln verschlossen ist, ihre seitliche Lage verlassen und an die dorsale Seite des sichelförmig gekrümmten Pericardiums sich verschoben hat. Das Herz zeigt einen, vielleicht durch abnorme Kontraktion hervorgerufenen Blindsack. Ok. 1 Obj. III.

Digitized by Google

Fig. 18. Querschnitt durch die vordere Partie desselben Tieres. Das jüngste Stadium, auf dem zunächst nur eine rechtsseitige Atrio-Ventrikularöffnung zum Durchbruch gelangt ist. Ok. 1, Obj. II.

Fig. 18a. Teil der Herzwand desselben Querschnittes; an der dorsalen Seite besonders stark ausgeprägte Ringfibrillen, an der lateralen Seite neben den Ringfibrillen nach innen Mesenchym-, nach außen Schleimzellen. Ok. 1, Obj. VI.

Fig. 19. Querschnitt durch das Herz desselben Tieres wie Fig. 16; beide Atrio-Ventrikularöffnungen und einen Teil der Pericardialdrüse zur Anschauung bringend. Ok. 1, Obj. I.

Fig. 19a. Eine zwischen den kuppenförmigen, konkrementhaltigen Zellen der Pericardialdrüse gelegene Geißelzelle. Ok. 2, Oelimmers. $^1/_{12}$.

Alle Präparate sind in toto mit Alaunkarmin gefärbt. Die Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf Seibert'sche Instrumente. Sämtliche Zeichnungen sind mit der Camera lucida entworfen. (Oberhäuser, Objekttische Höhe.)

Gemeinsame Bezeichnungen.

a	Atrium.
aH	äußere Herzwand.
aV	Atrio-Ventrikular-öffnung.
Bl. d. N.	Blindsack der Niere.
Cg	Cerebralganglion.
D	Darm.
DS	dorsaler Sinus.
E. d. M.	Epithel der Mantelhöhle.
EH	ektodermales Hautepithel.
F	Fuß.
Gz	Geschlechtszellen.
HA	hinterer Adductor.
Hh	Herzhöhle.
iH	innere Herzwand.
K	Kiemen.
L	Leber.
LB	linkes Bojanus'sches Organ.
LNB	linkes Nierenbläschen.
LNSp	linke Nierenspritze.
LSch	Leberschlauch.
LU	linker Ureter.
LV	linker Vorhof.
M	Mantel.
Mg	Magen.
Mf	Muskelfibrillen.
Mz	Mesenchymzellen.
Pc	Pericardium.
Pcdr	Pericardialdrüse.
Pg	Pedalganglion.
R	Rectum.
RB	rechtes Bojanus'sches Organ.
R.N.B.	rechtes Nierenbläschen.
RNSp	rechte Nierenspritze.
RP	Retractor pedis.
RV	rechter Vorhof.
Sch	Schale.
Schr	Schalenrand.
Schz	Schleimzellen.
Schl	Schlund.
SE	Sinusepithel.
U	Ureter.
UZ	Ureterzellen.
Vg	Visceralganglion.

Digitized by Google

Studien über das Labium der Coleoptern.

Von

Otokar Kadić

aus Agram.

Hierzu Tafel XII.

Schon in Agram machte mich Herr Privatdozent der Entomologie Dr. August Langhoffer auf die Mannigfaltigkeit der Coleopternmundteile aufmerksam. Dieser Umstand gab mir Veranlassung, die Mundteile dieser Insektenordnung zum Gegenstand einer vergleichend-anatomischen Untersuchung zu machen. Ich lenkte von allem Anfang an meine Aufmerksamkeit besonders auf das Labium, denn dieses Organ bietet schon deswegen mehr Interesse als die übrigen Mundteile, weil es ein zusammengesetztes Organ ist. Mit diesem Thema kam ich nach München, um meine schon in Agram angebahnten Untersuchungen über das Labium der Coleoptern fortzusetzen. Herr Prof. Dr. Richard Hertwig begrüßte mein Thema mit Freude und machte mich weiter auf die Inkonsequenzen der Angaben über das Labium der Coleoptern aufmerksam.

Bei dem Labium der meisten Insekten, besonders deutlich bei den Orthoptern, unterscheidet man ganz allgemein 2 unpaare Labialplatten, ein Submentum und ein Mentum. Das Submentum ist die hintere Platte, sie entspringt von der Gula und trägt vorn die zweite Platte mit den Labialanhängen, das Mentum. Gegenüber diesen Zuständen wird das Labium der Coleoptern in der Weise geschildert, wie dies am besten folgendes Citat von Schaum zeigt: „An der Unterlippe der Coleoptern werden nur zwei Teile unterschieden, ein hinterer, der allgemein als Kinn oder Mentum, und ein vorderer, der ebenso allgemein als Ligula oder Zunge bezeichnet wird, hier aber der vordere Abschnitt der Unterlippe genannt werden soll, um nicht von vornherein eine Analogie mit der Ligula (Lingua) der Orthoptern zu statuieren. Der letztere, an dessen Wurzel, nahe dem Kinn, die Taster eingelenkt sind, ist bald ein einfaches Stück, bald teilt er sich vorn in 2 Lappen, in vielen Familien ist er aus einem mittleren Stücke der Ligula

oder Zunge im engeren Sinne, und einem Paare seitlicher Teile, den Paraglossen, zusammengesetzt.“ Wie man aus diesem Citat entnehmen kann, schreibt man dem Labium der Coleoptern nur eine Platte zu und weil von derselben distal die Labialanhänge scheinbar entspringen, ist man geneigt, diese für ein Mentum zu halten. Von dieser allgemein verbreiteten Anschauung findet man in der Litteratur auch abweichende Befunde, indem man auch bei den Coleoptern ein Submentum von einem Mentum unterscheiden zu können geglaubt hat. Doch möchte ich gleich hier die Erwähnung machen, daß diese Fälle sehr vereinzelt vorkommen und daß der als Submentum gedeutete Labialabschnitt der Coleoptern, wie ich noch später ausführlich zeigen werde, noch zur Vorderplatte gehört. Die vereinzelten Fälle machen sonach keine Ausnahmen von der Regel, daß die Coleoptern ursprünglich nur eine von der ventralen Seite aus sichtbare Labialplatte besitzen, welche ganz allgemein für ein Mentum gehalten wird. Bei dieser Sachlage drängt sich aber notwendig eine andere Frage auf, nämlich die Frage nach dem Submentum der Coleoptern. Die Coleoptern gehören nach dem allgemeinen Bau ihrer Mundteile zu den beißenden Insekten und haben sich allem Anschein nach von den Orthoptern entwickelt. Demgemäß muß auch das Labium der Coleoptern, wenigstens in den allgemeinsten Zügen, auf jenes der Orthoptern zurückführbar sein. Man müßte also auch bei den Coleoptern ein Submentum finden, oder wenn ein solches nicht vorhanden ist, müßte darüber Erklärung gegeben werden. Da diese Frage bisher wenig berührt wurde, lenkte ich bei den Untersuchungen meine ganze Aufmerksamkeit auf die Lösung dieser Frage.

Ich untersuchte zunächst eine größere Anzahl von Labia der verschiedensten Coleopternfamilien (Cicindela, Carabus, Harpalus, Cychrus, Agabus, Hydrobius, Ilybius, Quedius, Paederus, Ocypus, Silpha, Necrophorus, Scydmaenus, Anisotoma, Trogosita, Mycetophagus, Melolontha, Geotrupes, Agriotes, Cebrio, Dascillus, Malachius, Ptinus, Hylecoetus, Bostrychus, Hammaticherus, Cassida, Chrysomela, Tenebrio, Opatrum, Blaps, Acis, Helops, Omophlus, Pytho, Calopus) und verglich sie einerseits untereinander, andererseits mit dem Labium von Periplaneta. Durch diese vergleichenden Untersuchungen gelangte ich zur Erkenntnis, daß ich wegen der großen Formverschiedenheit der Coleopternlabien durch solche extensive Untersuchungsweise nicht zum Ziele gelangen werde. Ich mußte einen anderen Weg einschlagen, indem ich mich nur

auf einige Labia (Carabus, Hydrophilus, Necrophorus) beschränkte und diese intensiv untersuchte. Der Weg war gut gewählt, denn es hat sich bald erwiesen, daß das Labium von Necrophorus in vielen Punkten mit jenem von Periplaneta übereinstimmt. Nebenbei hat sich aber herausgestellt, erstens, daß das Labium von Periplaneta eine erneute Untersuchung erfordere, und zweitens, daß der Hypopharynx als integrierender Bestandteil des Labium bei der Schilderung dieses Organes auch in Betracht kommen müsse. Meine Aufmerksamkeit mußte sich sonach auf eine genaueste Untersuchung und Vergleichung der Labia von Periplaneta und Necrophorus konzentrieren. Aus diesen vergleichenden Untersuchungen ergab sich eine außerordentlich große Homologie beider Labia, und aus dieser folgte dann ohne weiteres die Antwort auf die Frage nach dem Submentum der Coleoptern. Nachdem ich so eine sichere Grundlage gewonnen hatte, galt es, den Nachweis zu führen, daß die bei Necrophorus gewonnene Auffassung auch für die übrigen Coleoptern Giltigkeit besitzt. Um diese zu beweisen, werde ich im Anschluß an die genaue Besprechung des Labium von Periplaneta und Necrophorus noch eine Darstellung von einer Reihe von mir untersuchter Coleopternlabien geben.

Wie überall in der Zoologie, so war auch bei meinen Untersuchungen so manches von den Untersuchungsmethoden abhängig. Ich glaube sogar, daß die besondere Untersuchungsweise, die ich angewendet habe, eines der wichtigsten Momente ist, welches mir einen tieferen Einblick in die Formverhältnisse des Labium gestattet und zu den hier niedergelegten Ansichten geführt hat. Unter diesen Umständen halte ich es für notwendig, meinem Thema eine kurze Schilderung der gebrauchten Untersuchungsmethoden vorauszuschicken. In der Litteratur fand ich nirgends eine ausführliche Anleitung zum Präparieren und Untersuchen der beißenden Insektenmundteile, so daß ich mit meinen eigenen Erfahrungen anfangen kann.

Für Uebersichtsuntersuchungen ist ein trockenes, selbst mehrere Jahre in Sammlungen aufbewahrtes Material ganz gut verwendbar, für genaue Prüfungen aber dürfen nur frisch eingesammelte und in 70-proz. Alkohol konservierte Tiere in Betracht kommen.

Die Tiere werden mit einer Schere dekapitiert, der Kopf in einem Reagiercylinder mit Kali- oder Natronlauge 3—5 Minuten über einer Spiritusflamme gekocht und in einen mit Brunnenwasser gefüllten Becher geworfen. Nun wird das Labium vorsichtig vom Kopf in folgender Weise abpräpariert. Der Kopf wird auf einen

Objektträger gelegt, mit einer Pincette gehalten und mit einer spitzen Schere die Genae durchschnitten. Auf diese Weise wird der Kopf in einen dorsalen mit dem Labrum und Mandibulae und in einen ventralen Teil mit dem Labium und Maxillae geteilt. Das so gewonnene Labium wäscht man in einem Uhrgläschen mit destilliertem Wasser gehörig ab, legt es auf einen reinen Objektträger in einige Tropfen irgend einer passenden Flüssigkeit, und jetzt wird es weiter präpariert oder untersucht. Das Labium soll immer in Flüssigkeit untersucht werden, zu welchem Zweck Wasser, Xylol und Glycerin gute Dienste leisten. Wasser hat sich als das Beste erwiesen, weil sich dasselbe gegenüber dem Objekt ganz indifferent verhält. Glycerin fand seine Verwendung ganz besonders in konzentrierter Form. Das konzentrierte Glycerin liefert ein Medium in dem die Untersuchungsobjekte in jeder gewünschten Lage gehalten werden können, was für eine seitliche Ansicht des Labium unerläßlich ist. Glycerin hat nur den einen Nachteil, daß zarte Objekte in ihm gerne schrumpfen. Deswegen erwähne ich wiederholt, daß bei exakten Untersuchungen die beste Untersuchungsflüssigkeit das Wasser sei.

Wegen der Kleinheit der Objekte war meine Untersuchung eine ausschließlich mikroskopische, wozu ich mich eines guten Mikroskopes und vor allem der Zeiß'scher Biokularlupe bediente. Diese Lupe war für meine Zwecke außerordentlich zweckmäßig, weil man die Formen stereoskopisch sehen kann. Die unter der Lupe präparierten Objekte werden unter dem Mikroskope möglichst ohne Deckgläschen untersucht. Die Formverhältnisse an der Innenseite des Labium sind sehr kompliziert und wenn man diese mit dem Deckgläschen zusammenpreßt, kann man kein richtiges Präparat erhalten. Wenn der Gebrauch von Deckgläschen unentbehrlich wird, soll es nie ohne eine Zwischenlage angewendet werden.

Für gewöhnliche Zwecke reichen Stückpräparate vollständig aus, für ein tieferes Verständnis der Beziehungen gewisser Labialplatten, wie jene des Submentum und Mentum, sind Schnittpräparate sehr wünschenswert, wenn auch nicht gerade unentbehrlich. Hier stößt man aber auf die größten Schwierigkeiten beim Schneiden des Chitins. Mir ist es wenigstens bis jetzt nicht gelungen, ein geeignetes Reagens ausfindig zu machen, welches das Chitin aufweicht und gleichzeitig die Gewebe fixiert. Die Beziehungen der Muskeln, Nerven und Tracheen zum Labium konnte

Digitized by Google

ich deswegen nicht berücksichtigen. Wenn ich überhaupt Schnittpräparate angewendet habe, so handelte es sich ausschließlich um die Feststellung der Beschaffenheit des Chitins. Zu diesem Zweck leistet die Salpetersäure in einer Konzentration von 10—20 Proz. gute Dienste, sie erweicht das Chitin und macht es ganz geeignet zur Anfertigung von Schnittserien. Ich legte den ganzen Kopf in die Salpetersäure so lange, bis er weich und schneidbar geworden ist; dies dauerte, jenachdem die Konzentration und Chitinisierung war, 4—8 Tage. Das Objekt wurde in Brunnenwasser gewaschen und in bekannter Weise zum Schneiden hergerichtet.

Meine Untersuchung machte ich im Münchener zoologischen Institute während des Winter- und Sommersemesters 1899/1900 und hatte mich bei denselben des steten Interesses und vielfacher Anregung, Belehrung und Unterstützung von Seite meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. Richard Hertwig zu erfreuen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche.

A. Das Labium von Periplaneta orientalis L.

Wenn man die untere Seite des Kopfes bei Periplaneta von der übrigen Kopfkapsel abpräpariert und diese unter dem Mikroskop von außen betrachtet, gewinnt man folgendes Bild. Median befindet sich das Labium, eine unpaare Chitinplatte, die nach vorn und seitlich Anhänge trägt. Lateral von dem Labium entspringen hinten rechts und links die Maxillae.

Das Labium beginnt mit einer stark chitinisierten Platte, die ich Submentalplatte (Taf. XII, Fig. 1 *subpl.*) nenne. Der hintere Rand dieser Platte ist rund ausgeschnitten, von da aus nach vorn erweitert sich dieselbe, so daß der vordere Rand, der ebenfalls rund ausgeschnitten ist, breiter als der hintere ist. Die Submentalplatte geht vorn in eine durchscheinende Chitinpartie über (Taf. XII, Fig. 1 *dchpl.*), in welche eine halbmondförmige, stark chitinisierte Platte, die ich Vorderplatte (Taf. XII, Fig. 1 *vordpl.*) nenne, eingelagert ist. Der gerade Rand dieser Platte ist nach vorn, der abgerundete nach hinten gerichtet. Da sie der Submentalplatte sehr genähert ist, entsteht zwischen den beiden Platten eine durchscheinende, schmale Chitinpartie.

Unter dem konvexen vorderen Rande des durchscheinenden Chitins kommt der Trageapparat (Taf. XII, Fig. 1 *ment.*) für die An-

Digitized by Google

hänge des Labium, Glossae, Paraglossae und Palpi labiales zum Vorschein. Derselbe beginnt mit einer unpaaren Chitinplatte, die sich nach vorn in 2 Lappen teilt. Jeder dieser Lappen trägt distal 2 Anhänge, median die Glossa (Taf. XII, Fig. 1 *gls.*), lateral die Paraglossa (Taf. XII, Fig. 1 *pargl.*). Von der Seite der unpaaren Partie des Trageapparates entspringen die Squamae palpigerae (Taf. XII, Fig. 1 *squ. pl.*) mit den dreigliedrigen Palpi labiales (Taf. XII, Fig. 1 *plp. l.*)

Das so beschriebene Labium von Periplaneta wurde in folgender Weise gedeutet. Die Submentalplatte wurde für eine selbständige Platte angesehen und als Submentum bezeichnet. Diesem Submentum hat man die folgende durchscheinende Chitinpartie mit der eingelagerten Vorderplatte samt dem Trageapparat der Labialanhänge unter der Bezeichnung Mentum gegenübergestellt. Die Grenze zwischen beiden Labialteilen war jene durchscheinende, schmale Chitinpartie zwischen der Submental- und Vorderplatte.

Durch meine eingehenden Untersuchungen des Labium von Periplaneta kam ich zu folgender abweichenden Ansicht. Ich rechne zum Submentum 1) den von mir Submentalplatte bezeichneten Abschnitt, 2) die durchscheinende Chitinpartie samt der ihr eingelagerten Vorderplatte. Demgemäß beschränke ich die Bezeichnung Mentum auf den Trageapparat der Labialanhänge, an dem man eine unpaare Basis und zwei Paar davon ausgehende Anhänge unterscheiden kann.

Ich stütze mich bei dieser Ansicht auf zwei Thatsachen.

1) Bei Individuen, bei welchen die Chitinisierung stark entwickelt ist, ist die Vorderplatte mit der Submentalplatte durch Chitin verbunden, also beide Platten sind verwachsen. Dies zeigt, daß jene durchscheinende Chitinpartie zwischen der Vorder- und Submentalplatte nicht als Trennungslinie zweier Hauptabschnitte des Labium angesehen werden kann, sondern daß die Submentalplatte, die Vorderplatte und die vordere durchscheinende Chitinpartie einen zusammengehörigen Abschnitt bilden.

2) Wenn man das Labium mit Präpariernadeln bewegt, ist die größte Beweglichkeit, auch wenn keine Verwachsung eingetreten ist, nicht in jener durchscheinenden Chitinpartie zwischen der Vorder- und Submentalplatte, wie man es erwarten würde, sondern ganz vorn im basalen Teil des Trageapparates der Labialanhänge. Auch beim Auseinanderreißen des Labium geschieht die Trennung immer an dieser Stelle. Dies zeigt ebenfalls, daß man jene 2

Labialplatten samt der anschließenden durchscheinenden Chitinpartie einheitlich auffassen muß.

Untersucht man nun jene Stelle des Labium, die sich in der Gegend der Basis des Trageapparates der Labialanhänge befindet, so findet man 2 quer verlaufende Linien. Die untere wird von dem basalen Rande des Trageapparates der Labialanhänge und der Squamae palpigerae gebildet, die obere, abgerundete stellt den vorderen Rand der durchscheinenden Chitinpartie oder im weiteren Sinne des Submentum vor. Beim Auseinanderreißen des Labium geht die erstgenannte Linie mit der vorderen Labialpartie mit, die zweite bleibt als Vorderrand der durchsichtigen Chitinplatte unversehrt. Aus diesem Umstande geht die wichtige Thatsache hervor, daß der vordere Labialteil mit seiner Basis bei Periplaneta über das Submentum in die Mundhöhle geschoben ist. Diese Einrichtung wird vielleicht nicht befremden, wenn man sie vom mechanischen Standpunkte aus betrachtet. Würde sich der vordere Labialteil dem Submentum direkt anschließen oder, mit anderen Worten, würde sich der Hinterrand des vorderen Labialteiles mit dem Vorderrande des Submentum unmittelbar berühren, so wären beide Labialteile allzu beweglich verbunden. Die Hauptaufgabe des Labium ist aber, die Mundhöhle von unten zu verschließen, was durch eine feste Verbindung der in Frage kommenden Teile erzielt wird. Dies wird erreicht, indem sich das Submentum eine Strecke weit von außen und unten über den vorderen Labialteil schiebt.

Kehrt man nun das Labium um und betrachtet dessen Innenseite, so sticht sofort in die Augen ein zapfenförmiges Gebilde, der Hypopharynx (Taf. XII, Fig. 2 *hyp.*). Derselbe entspringt vom vorderen Ende des Submentum und ragt zungenförmig in die Mundhöhle vor. Er ist kein solider Zapfen, sondern eine verlängerte Rinne, deren konvexe Seite in die Mundhöhle, die konkave gegen das Labium gekehrt ist. Der Hypopharynx wird von einem Chitingerüst gestützt, welches ich deswegen Hypopharyngealstütze (Fulcrum hypopharyngeum) (Taf. XII, Fig. 2 *fulc. hyp.*) nennen will. Das Fulcrum hypopharyngeum besteht aus 2 gebogenen Platten, die sich an der Uebergangsstelle des Hypopharynx zu dessen Stütze befinden. Sie liegen seitlich in der Wand des basalen Teiles vom Hypopharynx in der Weise, daß ihre konkaven Seiten nach innen gerichtet sind. Die vorderen Enden dieser gebogenen Platten schließen nach oben zu einem offenen Ring, die hinteren laufen in 2 dünne Chitinleisten aus. Von der konvexen Seite

der gebogenen Platten entspringen 2 breite Chitinspangen nach vorn und befestigen sich an der Außenwand des Hypopharynx. Die Spitze, sowie die Basis des Hypopharynx ist mit äußerst feinen Haaren befilzt.

B. Das Labium von Necrophorus vespillo L.

Wenn man in ähnlicher Weise wie bei Periplaneta die untere Seite des Kopfes von Necrophorus abpräpariert und unter dem Mikroskop von außen untersucht, findet man folgende Formverhältnisse. Die untere Partie des Kopfes wird hauptsächlich von einer mächtigen, in der Mitte durch eine Längsfurche geteilten Gula gebildet. Dieselbe besitzt vorn einen runden Ausschnitt, in welchen die hintere Partie des Labium eingesetzt ist. Rechts und links vom Labium sind in einer muldenförmigen Vertiefung der Gula die Maxillae eingelenkt.

Das Labium beginnt mit einer queren Platte (Taf. XII, Fig. 3 *subpl.*), die hinten durch einen Fortsatz in der Längsfurche der Gula eingekeilt ist. Ebenso werden auch die Seitenränder von starken Chitinstücken eingerahmt und durch diese nochmals an der Gula befestigt. Die vordere Partie dieser Platte bleibt bei manchen Individuen mehr oder weniger durchsichtig. Mit ihr verbindet sich durch ein Häutchen hellen Chitins eine zweite, an ihrer ganzen Ausdehnung stark chitinisierte und nach vorn sich zurundende Labialplatte (Taf. XII, Fig. 3 *vordpl.*). Der vordere Rand ist schwach gerundet und mit langen Borsten besetzt. Dieser Platte folgt endlich eine durchscheinende Chitinpartie (Taf. XII, Fig. 3 *dchpl*), unter der man die Basis des vorderen Labialteiles durchschimmern sieht.

Die angeführten Labialplatten werden von Gangelbauer in folgender Weise gedeutet. Er hält die hinterste Platte, die in der Gula eingekeilt ist, für ein Submentum, die folgende, stark chitinisierte samt der anschließenden durchscheinenden Chitinpartie für ein Mentum. Das Labium von Necrophorus gehört somit zu jenen seltenen Coleopternlabien, an denen man auch ein Submentum unterscheiden konnte.

Meine Untersuchungen führten mich zu einer anderen Deutung, die ich auf den Vergleich des Labium von Necrophorus mit jenem von Periplaneta stütze. Durch diesen Vergleich glaube ich feststellen zu können, daß die hinterste Labialplatte von Necrophorus

Digitized by Google

mit der Submentalplatte, die mittlere, stark chitinisierte von Necrophorus mit der Vorderplatte und endlich die durchscheinende Chitinpartie von Necrophorus mit jener von Periplaneta homolog ist. Demzufolge bezeichne ich auch bei Necrophorus die hinterste Platte als Submentalplatte und die mittlere als Vorderplatte. Aus dieser Homologie folgt, daß die von GANGLBAUER als Mentum und Submentum gedeuteten Teile von Necrophorus zusammengehören und gemeinsam das Submentum vorstellen.

Nach dieser Betrachtung wollen wir das Präparat in ähnlicher Weise wie bei Periplaneta umkehren und die Innenseite des Labium besichtigen. Hier findet man ein zweilappiges Hautpolster, dessen Lappenspitzen an der durchsichtigen Partie des Submentum festgewachsen sind. Von der unteren Partie dieses Hautpolsters entspringt nach vorn ein Zapfen (Taf. XII, Fig. 4 *hyp.*), den man nur bei einer sorgfältigen Präparation und ohne Benützung des Deckgläschens zu Gesicht bekommt. Derselbe entspricht seiner Lage nach dem Hypopharynx von Periplaneta, wenn er auch viel weniger entwickelt ist. Die Befestigung dieses Zapfens geschieht an einem komplizierten Chitingerüst (Taf. XII, Fig. 4 *fulc. hyp.*), welches in folgender Weise gebaut ist. Vorn, noch innerhalb des Zapfens, befindet sich ein verlängerter Chitinring, von welchem ein nach hinten verlaufender zweireihiger Haarbesatz entspringt. Seitlich an diesem Ring befestigt sich ein zweiter, viel größerer und stärkerer Chitinring, dessen Lage senkrecht zum erstgenannten Ring gestellt ist. Die untere Partie dieses Ringes erweitert sich zu 2 Platten, die nach hinten allmählich in 2 lange Aeste auslaufen. Mit den Enden dieser verbinden sich endlich 2 kurze Chitinstücke, welche sich nach vorn richten und mit den übrigen Mundteilen, besonders den Mandibulae, verbinden.

Die Innenseite des Labium wurde bisher wenig oder gar nicht beachtet, obzwar man hier die kompliziertesten Formverhältnisse auffindet. Unter diesen Umständen ist es klar, daß man mit dem Hypopharynx der Coleoptern im Unsicheren war. Unter dem Ausdruck Hypopharynx verstehe ich ein von der Innenfläche des Labium entspringendes zapfenförmiges Gebilde, wie wir es schön bei Periplaneta gesehen haben. Durch meine Untersuchungen fand ich aber, daß der Hypopharynx bei Periplaneta nicht so einfach von der Innenfläche des Labium entspringt, sondern von einem besonderen Fulcrum hypopharyngeum getragen wird. Diese Hypopharyngealstütze hat man bisher nicht berücksichtigt, und so kam

es, daß man bei den Coleoptern nichts vom Hypopharynx finden konnte. Vergleichen wir nun das Labium von Periplaneta mit jenem von Necrophorus und suchen auch hier den Hypopharyngealapparat auf, so finden wir, daß dieser auch hier vorhanden ist. Ich glaube, ohne weiteres das Chitingerüst von Necrophorus mit dem Fulcrum hypopharyngeum von Periplaneta vergleichen zu dürfen. Obzwar beide Chitingerüste in ihren Formen sehr verschieden sind, wird doch kein Zweifel obliegen, daß diese zwei Gebilde homolog sind. Ebenso glaube ich auch, jenen vom Fulcrum hypopharyngeum entspringenden rudimentären Zapfen bei Necrophorus mit dem Hypopharynx von Periplaneta vergleichen zu dürfen, so daß wir auch bei Necrophorus dieselben Teile des Hypopharyngealapparates auffinden können, wie wir ihn bei Periplaneta gefunden haben. Haben wir also schon die Formverhältnisse der Außenseite des Labium von Necrophorus mit jenen von Periplaneta homolog gefunden, so bestätigt diese Homologie auch diejenige der Innenseite, die sich in der Vergleichbarkeit des Hypopharyngealapparates kundgiebt. Der Unterschied beider Hypopharyngealapparate liegt bloß in folgenden drei Punkten: 1) Der ganze Hypopharyngealapparat hat sich bei Necrophorus weit in die Mundhöhle hineingezogen. 2) Der Hypopharynx von Necrophorus ist rückgebildet und nur in Form eines kleinen Zapfens erhalten. 3) Das Fulcrum hypopharyngeum ist bei Necrophorus zwar gut entwickelt, hat aber große Formveränderungen erfahren.

Es bleibt mir noch übrig, den vorderen Labialteil von Necrophorus zu besprechen. Hier nehmen den meisten Raum die mächtig entwickelten Squamae palpigerae (Taf. XII, Fig. 3 *squ. pl.*) ein. Sie beginnen oben breit, verschmälern sich nach unten in eine zweispitzige Basis, von der wieder ein dünner Chitinausläufer nach oben verläuft, und verwachsen mit der Innenfläche der oberen breiten Stücke. Auf diese Weise entsteht auf der Innenseite dieses breiten Chitinstückes eine Crista, von der starke Borsten nach innen entspringen. Ebenso entspringen auch vom vorderen Rande der Außenseite der Squamae palpigerae lange Borsten. Die Squamae palpigerae tragen einen dreigliederigen Palpus labialis (Taf. XII, Fig. 3 *plp. l.*). An der Innenseite der Squamae palpigerae ist eine Membran angewachsen. Sie beginnt unten zwischen den Basen der Squamae palpigerae rund und schmal, verläuft beiderseits derselben fast parallel mit der Crista und erweitert sich nach vorn in 2 sichelförmige Lappen, in denen unzweifelhaft die

Paraglossae gegeben sind (Taf. XII, Fig. 4 *pargl.*). Die Membran ist an ihrer ganzen Ausdehnung mit feineren und gröberen Haaren, am Innenrande mit Borsten besetzt. Median am vorderen Rande der Paraglossae ist eine zweilappige Chitinplatte, die Glossa (Taf. XII, Fig. 3 *gls.*) eingesetzt, welche ebenfalls an den Lappen Borsten trägt.

Der vordere Labialteil wurde von manchen Forschern in verschiedener Weise „Ligula" genannt. Die einen bezeichnen mit diesem Namen den ganzen vorderen Labialteil, die anderen nur die Innen- und Außenladen, die dritten nennen endlich mit Recht nur die Innenladen des Labium „Ligula". Durch diese verschiedene Bezeichnungsweise hat dieser Ausdruck, wie es wohl bekannt sein wird, große Verwirrungen in der Terminologie des Labium hervorgerufen, und deswegen möchte ich an dieser Stelle bemerken, daß es mir zweckmäßig erscheint, diesen Ausdruck aus der Terminologie des Labium ganz auszuschließen und die Innenladen des Labium der Coleoptern Glossa zu nennen. Dieser Ausdruck hat außerdem noch den Vorteil, weil man schon die Außenladen beim Labium als Paraglossae bezeichnet hat.

Der vordere Labialteil der Coleoptern wurde als ein besonderer Teil des Mentum gedeutet. Ob diese Annahme gerechtfertigt werden kann, soll ein Vergleich des vorderen Labialteiles von Necrophorus mit jenem von Periplaneta zeigen. Durch dieses Verfahren finden wir, daß die Squamae palpigerae von Periplaneta ganz den Squamae palpigerae von Necrophorus entsprechen, nur sind sie bei Necrophorus etwas größer und komplizierter gebaut und von dem angrenzenden Trageapparat scharf abgesetzt. Die Palpi labiales sind in beiden Fällen dreigliedrig. Die geteilte Glossa von Periplaneta entspricht der zusammengewachsenen, zweilappigen Glossa von Necrophorus, die zapfenförmigen Paraglossae von Periplaneta sind mit den sichelförmigen Paraglossae von Necrophorus vergleichbar. Die Labialanhänge entspringen bei Periplaneta von einem besonderen Trageapparat. Suchen wir nun für diesen ein entsprechendes Stück beim Necrophorus, so finden wir, daß diesem der basale Teil der Paraglossae entspricht, weil sich die sämtlichen Labialanhänge an dieser Partie befestigen. Obzwar beide Trageapparate sehr verschieden erscheinen, wird man über ihre Homologie doch nicht in Zweifel geraten, wenn man folgende zwei Verhältnisse berücksichtigt: 1) Der Trageapparat von Periplaneta stellt in ähnlicher Weise wie auch die Paraglossae dicke Chitinstücke vor, während dieselben Gebilde bei Necrophorus eine dünne Chitinhaut sind. 2) Die Squamae palpigerae ent-

springen bei Periplaneta seitlich vom Trageapparat, während sie beim Necrophorus an der Außenfläche des häutig gewordenen Trageapparates angewachsen und gegen die Mitte gerückt sind. Wir sehen also, daß sich beide Trageapparate bloß in der Dicke und der Lage der Squamae palpigerae unterscheiden, sonst aber ganz homolog sind. Aus dieser Homologie geht hervor, daß der vordere Labialteil nicht nur einen Teil des Mentum vorstellt, sondern das ganze Mentum in sich enthält, welchem der Trageapparat entsprechen muß, weil wir auch den Trageapparat von Periplaneta für ein solches gehalten haben.

Es bleibt uns nur noch die Besprechung der Beziehung des vorderen Labialteiles zum Submentum übrig. Wenn wir zu diesem Zweck die Uebergangsstelle zwischen dem vorderen Labialteil und dem Submentum von der äußeren Seite des Labium von Necrophorus unter dem Mikroskop untersuchen, so sehen wir die Basis des Trageapparates unter der vorderen durchscheinenden Chitinpartie des Submentum durchschimmern. Dies zeigt, daß auch beim Necrophorus, ähnlich wie bei Periplaneta, der vordere Labialteil mit seiner Basis über das Submentum in die Mundhöhle geschoben ist. Die Beziehung des vorderen Labialteiles zum Submentum bei den Coleoptern, also auch beim Necrophorus, hat man früher so gedeutet, daß der vordere Labialteil direkt vom Submentum oder, wie man gewöhnlich deutete, vom Mentum entspringt. Etwas genauer hat sich darüber Kolbe geäußert, indem er annimmt, daß sich die „Ligula", d. h. der vordere Mentalteil, von dem übrigen hinteren Mentum abgetrennt und über dieses in die Mundhöhle geschoben hat. Da aber meiner Ansicht nach die Ligula das ganze Mentum in sich enthält, ist es klar, daß sich auch beim Necrophorus nicht nur der vordere Mentalteil über das übrige Mentum, sondern der vordere Labialteil samt dem Mentum über das Submentum geschoben hat.

C. Das Labium einiger anderen Coleoptern.

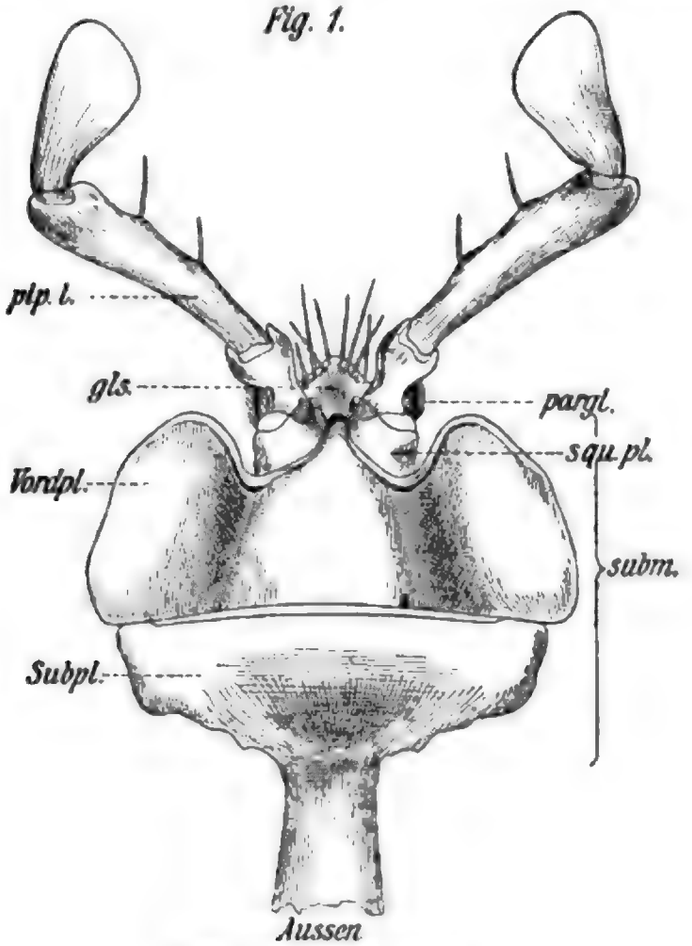
Nachdem ich durch meine vergleichenden Untersuchungen die Homologie des Labium von Periplaneta mit jenem von Necrophorus festgestellt habe und durch diese zu einer besonderen Auffassung des Coleopternlabium gekommen bin, möchte ich als Anhang zu meiner Arbeit noch von einigen anderen Coleopternlabien eine kurze Schilderung geben, um zu zeigen, wie weit meine Auffassung auf die übrigen Labienformen übertragen werden kann, und welche

Modifikation das Labium bei den Coleoptern erfährt. Zu diesem Zweck wählte ich bloß 3 Labia, welche aber den verschiedensten Typen angehören.

1. Das Labium von Carabus cancellatus Ill.

Die untere Seite des Kopfes von Carabus cancellatus wird von hinten aus von einer konvexen Gula gebildet. In die Gula ist nach vorne durch ein verlängertes Chitinstück median eine quere Submentalplatte (Textfig. 1 *Subpl.*) eingekeilt. Der hintere Rand

Fig. 1.



Carabus cancellatus.

Fig. 1. Das Labium von Carabus cancellatus von außen.

dieser Platte ist abgerundet, der vordere gerade. Beiderseits der Submentalplatte entspringen von deren inneren Randseiten die Maxillae. Von der Submentalplatte ist eine vordere Platte, die Vorderplatte (Textfig. 1 *Vordpl.*), durch eine scharfe Sutur getrennt. Dieselbe ist nach vorn etwas verschmälert und geht hier in 2 seitliche abgerundete Lappen und einen medianen stumpfen Zapfen über. Eine durchscheinende vordere Chitinpartie fehlt dem Carabus cancellatus.

Digitized by Google

Der vordere Labialteil ist verhältnismäßig sehr klein. Das Mentum (Textfig. 2 *ment.*) ist quer-oblong, hinten abgerundet und auf seiner ganzen Innenseite mit feinen, kurzen Haaren befilzt. Von dem mentum entspringen nach vorne lateral 2 Paraglossae, median eine unpaare Glossa. Die Paraglossae (Textfig. 2 *pargl.*)

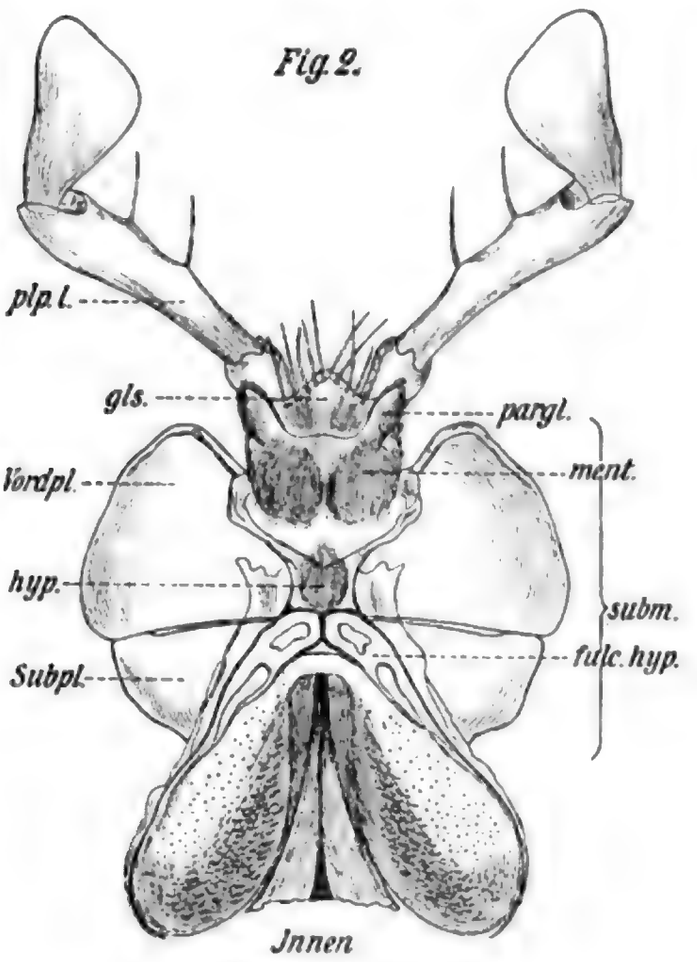


Fig. 2. Das Labium von Carabus cancellatus von innen.

stellen 2 schmale in Spitzen endende Lappen vor, die ähnlich wie das Mentum mit feinen, kurzen Haaren befilzt sind. Zwischen den Paraglossae befindet sich, mit ihnen verwachsen und in eine stumpfe Spitze ausgehend, die Glossa (Textfig. 2 *gls.*). Von ihrem vorderen Rande entspringt eine Reihe von Chitinborsten. An der Außenfläche des Mentum befinden sich ähnlich wie bei Necrophorus die Squamae palpigerae (Textfig. 1 *squ. pl.*) angewachsen und median gerückt. Die Squamae palpigerae beginnen vorne mit einem starken Chitinring und enden nach hinten mit einer schuppenförmigen durchsichtigen Chitinplatte. Sie tragen einen dreigliedrigen Palpus labialis (Textfig. 1 *plp. l.*), dessen mittleres Glied stark verlängert ist.

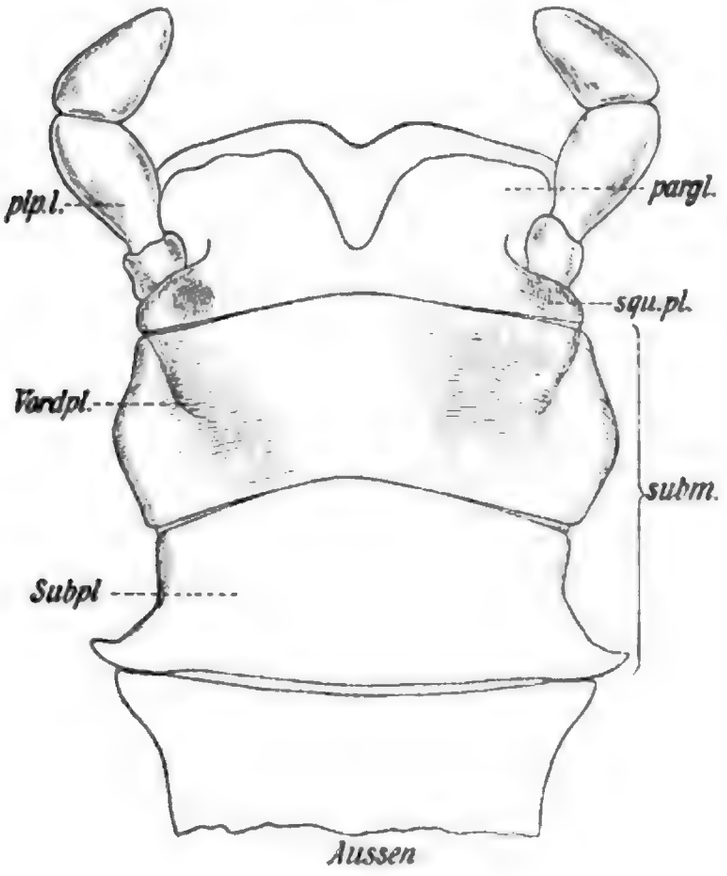
Digitized by Google

Von dem Hypopharyngealapparat ist nur das Fulcrum hypopharyngeum (Textfig. 2 *fulc. hyp.*) gut entwickelt. Es beginnt mit einer queren, an dem Mentum sich befestigenden Chitinschleife. Diese geht in 2 seitliche Schleifen über, die nach hinten konvergieren und sich in einer Centralplatte vereinigen. Die Centralplatte geht weiter in eine geflechtartige Chitinpartie und diese endlich in 2 lange Ausläufer über. Die Ausläufer schließen je einen durchsichtigen nach hinten verbreiterten und abgerundeten Chitinlappen ein, dessen Oberfläche teilweise gekörnelt und mit feinen Haaren besetzt ist. Zwischen die Chitinlappen schiebt sich ein länglich-dreieckiges Chitinstück ein. Von der Centralplatte entspringt ein kleines Haarbüschel, welches dem Hypopharynx Textfig. 2 *hyp.*) entspricht.

2. Das Labium von Melolontha vulgaris Fabr.

Die untere Seite des Kopfes wird auch bei Melolontha vulgaris von einer mächtigen Gula gebildet. Der hintere Chitinzapfen

Fig. 3.



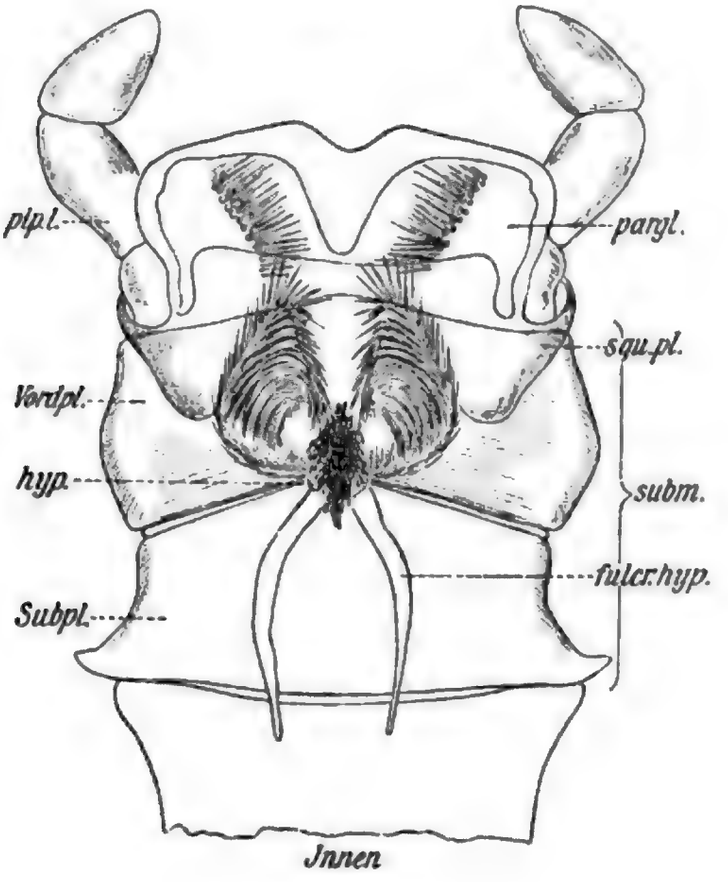
Melolontha vulgaris.

Fig. 3. Das Labium von Melolontha vulgaris von außen.

besitzt fast die Breite der Submentalplatte und ist von dieser durch eine schmale, durchsichtige Chitinhaut getrennt. Die Submentalplatte (Textfig. 3 *Subpl.*) ist quer-oblong, nach hinten etwas erweitert, der Vorderrand eckig ausgebuchtet. Beiderseits der Submentalplatte sind die Maxillae eingelenkt. Die Vorderplatte (Textfig. 3 *Vordpl.*) ist ebenfalls quer-oblong, der Hinterrand derselben eckig eingebuchtet, der Vorderrand in derselben Weise ausgeschnitten.

Der vordere Labialteil ist mächtig entwickelt, mit seiner Basis unter die Vorderplatte geschoben. Als Mentum muß hier die mittlere, hintere Partie des vorderen Labialteiles aufgefaßt

Fig. 4.



Melolontha vulgaris.

Fig. 4. Das Labium von Melolontha vulgaris von innen.

werden. Rechts und links geht das Mentum in je eine verdickte Partie über, die Squamae palpigerae (Textfig. 4 *squ. plp.*), welche einen dreigliedrigen Palpus labialis (Textfig. 3 *plp. l.*) tragen. Die vordere Partie des vorderen Labialteiles halte ich für ein Verwachsungsprodukt der Glossa und Paraglossae. Den Paraglossae (Textfig. 4 *pargl.*) entsprechen die vorderen, seitlichen Partien, welche

Digitized by Google

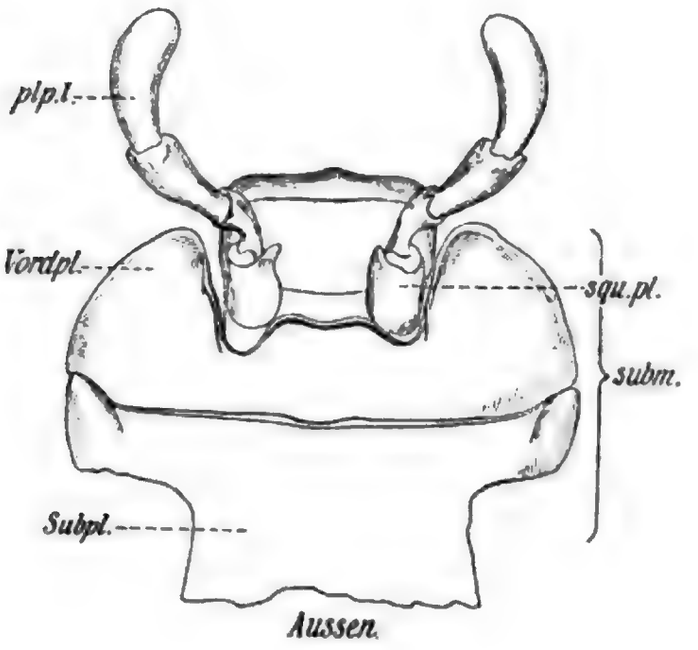
außerdem noch durch je einen inneren längsverlaufenden Borstenbesatz markiert sind. Die zwischen den Paraglossae sich befindende Partie muß der Glossa gehören.

Der Hypopharyngelapparat ist sehr schwach entwickelt. An der Grenze der Submental- und Vorderplatte befindet sich median eine Centralplatte. Von ihr entspringen nach hinten 2 freie Chitinausläufer, das fulcrum hypopharyngeum (Textfig. 4 *fulc. hyp.*) An der Oberfläche der Centralplatte ist ein Büschel von kurzen Chitinborsten befestigt, welches dem Hypopharynx (Textfig. 4 *hyp.*) entspricht. Nach vorne richten sich 2 einwärts gebogene Borstenäste, für die es schwer zu sagen ist, ob sie zum Hypopharynx oder zum Fulcrum hypopharyngeum gehören.

3. Das Labium von Agabus guttatus Payk.

Das Labium von Agabus guttatus beginnt mit einer queren Submentalplatte (Textfig. 5 *Subpl.*), welche mittels eines hinteren breiten Fortsatzes in die Gula eingekeilt ist. Der Submentalplatte folgt nach vorne die Vorderplatte (Textfig. 5 *Vordpl.*). Sie beginnt

Fig. 5.



Agabus guttatus.

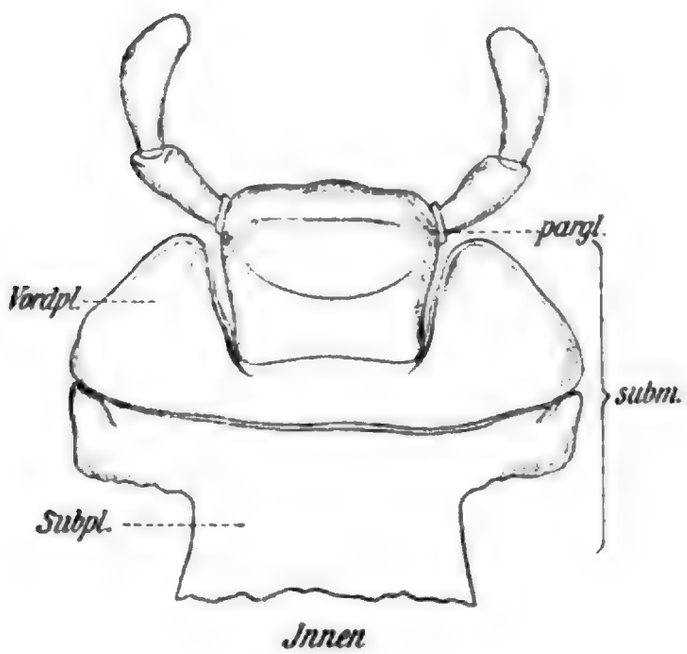
Fig. 5. Das Labium von Agabus guttatus von außen.

Digitized by Google

hinten breit, verschmälert sich dann nach vorn und läuft hier in 2 laterale Lappen und eine mediane Vorwölbung aus.

Der vordere Labialteil ist hochgradig vereinfacht, indem er bloß eine quadratische Chitinplatte vorstellt. In derselben ist das Mentum, Paraglossae und Glossae enthalten zu denken. Die Para-

Fig. 6.



Agabus guttatus.

Fig. 6. Das Labium von Agabus guttatus von innen.

glossae (Textfig. 6 *pargl.*) sind innerlich durch einen kaum merklichen marginalen Haarbesatz markiert. Auch hier befinden sich die Squamae palpigerae (Textfig. 5 *squ. pl.*) seitlich an der Außenseite des vorderen Labialteiles befestigt. Der Palpus labialis (Textfig. 5 *plp. l.*) ist aus 3 länglichen Gliedern zusammengesetzt.

Von einem Hypopharyngealapparat ist bei Agabus guttatus keine Spur vorhanden.

Wenn wir zum Schluß noch einmal die oben gegebene Darstellung überblicken, so kann man es wohl als ein gesichertes Ergebnis meiner Darstellung betrachten, daß ein einheitlicher Grundplan im Bau des Labium bei den Orthoptern und Coleoptern besteht. Ueberall ließ sich folgendes Grundschema durchführen.

1) Das Submentum hat als ventraler Verschluß der Mundhöhle eine mächtige Ausbreitung erfahren und besteht aus zwei Teilen, einer hinteren, an die Gula sich befestigenden Submentalplatte und einer vorderen, distal manchmal durchscheinend gewordenen Vorderplatte.

2) Das Mentum stellt einen Trageapparat der Labialanhänge vor. Von ihm entspringen distal nach innen die Glossa, nach außen die Paraglossae, lateral die Squamae palpigerae mit den Palpi labiales.

3) Das Mentum hat sich mit seiner Basis und mit den basalen Teilen der Squamae palpigerae eine Strecke weit über das Submentum in die Mundhöhle gezogen.

4) An der Innenseite des Labium befindet sich ein Hypopharyngealapparat, an dem man ein kompliziertes Fulcrum hypopharyngeum und einen von diesem entspringenden Hypopharynx unterscheiden kann.

Dieses Grundschema erfährt bei den Coleoptern grosse Modifikationen.

1) Das Mentum erfährt eine fortschreitende Vereinfachung, die sich in folgenden Punkten kund giebt: a) es wird kleiner, b) zieht sich in die Mundhöhle hinein, c) die Glossa und Paraglossae verschmelzen mit ihm in verschiedenem Grade zu einem einheitlichen unpaaren Stück, d) die Squamae palpigerae dagegen sondern sich immer mehr vom Mentum und nehmen zugleich an Ausdehnung zu.

Einzelne Coleoptern verhalten sich gegenüber diesen Veränderungen verschieden. Bei Carabus ist das Mentum verhältnismäßig klein und nur wenig in die Mundhöhle gezogen. Die Glossa ist ein unpaarer Zapfen, beiderseits mit den Paraglossae verwachsen. Die Squamae palpigerae sind in Verhältnis zum Mentum groß. Bei Melolontha ist das Mentum sehr breit, wenig in die Mundhöhle gezogen, dagegen weit nach vorne vorragend. Die Glossa ist mit den Paraglossae zu einem einheitlichen Stück verwachsen, die letzteren sind an der Innenseite durch je einen längsverlaufenden Borstenbesatz markiert, während die Glossa durch kein besonderes Merkmal gekennzeichnet ist. Die Squamae palpigerae sind ebenfalls mit dem Mentum innig verwachsen. Bei Agabus erfährt das Mentum seine höchste Vereinfachung, indem sämtliche Labialanhänge mit ihm verwachsen, nur die Paraglossae sind durch je einen seitlichen Haarbesatz angedeutet. Es ist nur

wenig in die Mundhöhle gezogen, die Squamae palpigerae sind mäßig entwickelt.

2) Der Hypopharyngealapparat wird allmählich rückgebildet. Zunächst schwindet der Hypopharynx, der nur bei Necrophorus, soweit mir bekannt ist, noch als kleiner rudimentärer Zapfen vorhanden ist, sonst aber nur als ein Haarbüschel markiert oder geschwunden ist. Das Fulcrum hypopharyngeum ist bei manchen Coleoptern noch sehr gut entwickelt, bei sehr vielen anderen Formen ebenfalls verschwunden.

Auch hier verhalten sich einzelne Coleoptern verschieden. Bei Carabus ist der Hypopharynx durch ein kleines Haarbüschel gekennzeichnet, das Fulcrum hypopharyngeum sehr gut entwickelt und abweichend gestaltet. Bei Melolontha ist der Hypopharynx nur durch ein Büschel von Chitinborsten angedeutet, das Fulcrum hypopharyngeum in Form zweier nach hinten gerichteter Chitinausläufer. Bei Agabus endlich ist nichts vom Hypopharyngealapparat wahrzunehmen.

Ich glaube, daß sich gegen die einheitliche Auffassung, wie ich sie oben durchgeführt habe, nichts einwenden läßt, insoweit sich dieselbe darauf beschränkt, zwischen den Teilen des Labium der Orthoptern und Coleoptern die Homologie festzustellen. Etwas anderes ist es mit der durch meine Namengebung durchgeführten Zurückführung des Submentum auf die Maxillae. Wir fanden überall am Labium 3 Platten, die Submentalplatte, Vorderplatte und das übergeschobene Mentum. Bei den Maxillae sind aber 2 Basalstücke vorhanden, nämlich Cardo und Stipes, die bei der Bildung des Labium verwachsen. Es fragt sich nun, wie sind jene 3 Labialplatten auf diese 2 Basalstücke der Maxillae zu reduzieren? Hier sind nun zwei Möglichkeiten gegeben.

Die eine Möglichkeit hat für mich viel mehr Wahrscheinlichkeit; ich habe mich daher für sie erklärt und in dieser Arbeit die Deutung durchgeführt, daß dies Submentum, welches aus der Verwachsung der beiden Cardines der 2. Maxille hervorgegangen ist, sich in zwei Stücke, die proximale Submentalplatte und die distale Vorderplatte, gesondert hat. Nach der zweiten Möglichkeit wär die Submentalplatte allein den Cardines zu vergleichen; es würde dem Mentum dann sowohl das Vorderstück als auch der von mir Trageapparat genannte Teil angehören. Eine genaue Entscheidung der Frage kann nur durch entwickelungsgeschichtliche Studien gewonnen werden.

Litteratur.

1) Burmeister, Herm., Handbuch der Entomologie. Berlin 1832—1844.
2) Claus, C., Lehrbuch der Zoologie, 6. Aufl. Marburg 1895.
3) — Grundzüge der Zoologie, 4. Aufl. Marburg 1880.
4) Ganglbauer, Ludw., Die Käfer von Mitteleuropa, Wien 1892.
5) Gegenbaur, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. Leipzig 1870.
6) Graber, V., Die Insekten, München 1877.
7) Hayek, G., Handbuch der Zoologie, Wien 1877—1885.
8) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl. Jena 1900.
9) Heymons, Rich., Ueber die Zusammensetzung des Insektenkopfes. Sitzber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1897.
10) — Die Segmentierung des Insektenkörpers. (Mit 1 Taf.). Anhang zu den Abhandl. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. von 1895.
11) Huxley, Th. H., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere. Deutsche Ausgabe von Spengel, Leipzig 1878.
12) Jaworovski, A., Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Auszug von Korschelt in Naturwiss. Rundschau, Jahrg. 6, No. 17.
13) Kirby, W., und Spence, W., Einleitung in die Entomologie, herausg. v Oken, Stuttgart und Tübingen 1823—1833.
14) Kolbe, H. I., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.
15) Korschelt, E., und Heider, Dr. K., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1890.
16) Kraatz, G., Zur Terminologie der Paraglossen. Berliner entom. Zeitschr., Jahrg. 1, 1857; Jahrg. 3, 1859.
17) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1889.
18) Meinert, Fr., Sur la conformation de la tête et sur l'interprétation des organes buccaux chez les Insectes, ainsi que sur la systématique de cet ordre. Entom. Tidsk., Bd. 1.
19) — Om Mundbygningen hos Insecterne (Sur l'appareil buccal des Insectes). Overs. K. Dansk. Vid. Selsk. Forhandlgr., 1897. Auszug von N. von Adelung im Zool. Centralblatt, Jahrg. 4.
20) Nees von Esenbeck, Die Freßwerkzeuge der Insekten. Isis, 1818.
21) Oken, L., Ueber die Bedeutung der Freßwerkzeuge der Insekten. (Mit Holzschnitt.) Isis, 1818.
22) Roule, L., L'anatomie comparée des animaux basée sur l'embryologie, Paris 1898.

Digitized by Google

23) Schaum, H., Die Bedeutung der Paraglossen. Berliner entom. Zeitschr., Bd. V, 1861.
24) — Ueber die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. (Mit 1 Taf.). Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 29, Bd. I, 1863.
25) Wolter, M., Die Mundbildungen der Orthoptern mit specieller Berücksichtigung der Ephemeriden. (Mit 4 Taf.) Greifswald 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Abbildungen der Tafel:

Fig. 1. Das Labium von Periplaneta orientalis von außen.
Fig. 2. Das Labium von Periplaneta orientalis von innen.
Fig. 3. Das Labium von Necrophorus vespillo von außen.
Fig. 4. Das Labium von Necrophorus vespillo von innen.

Gemeinschaftliche Bezeichnungen:

subm. Submentum; ***Subpl.*** Submentalplatte; ***Vordpl.*** Vorderplatte; ***Dchpl.*** durchscheinende Platte; ***ment.*** Mentum; ***squ. pl.*** Squama palpigera; ***plp. l.*** Palpus labialis; ***gls.*** Glossa; ***pargl.*** Paraglossa; ***hyp.*** hypopharynx; ***fulc. hyp.*** Fulcrum hypopharyngeum.

Digitized by Google

Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve.

Von

Max Tobler.

Hierzu Tafel XIII—XV.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich ausgeführt, und zwar begonnen im Wintersemester 1899/1900, beendigt im Wintersemester 1900/01. Die Anregung dazu, sowie das wertvolle Material, das aus Neuseeland stammt, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Arnold Lang, und ich spreche ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank dafür aus, ebenso für das Interesse und die Ratschläge, die er mir während der Arbeit zu teil werden ließ. Gern erfülle ich auch die angenehme Pflicht, den Herren Assistenten des Laboratoriums, Herrn Dr. Hescheler und Herrn Dr. Fritz, für ihre mir sehr wertvolle Unterstützung zu danken, ferner Herrn Dr. Thiele in Berlin, dessen Liebenswürdigkeit ich es verdanke, die Schwierigkeiten der Systematik überwunden zu haben.

Die Gattung Emarginula und ihr ähnliche Formen wurden schon lange als in die Nähe von Fissurella gehörig erkannt, im Vergleich zu den Fissurellaspecies waren sie aber bis in neueste Zeit nicht sehr gründlich bearbeitet worden. Es fanden sich zwar in der Litteratur hier und da Bemerkungen über dieses oder jenes Organsystem, aber eine umfassende Beschreibung fehlte. Als mir daher einige Tiere aus der Sammlung von Herrn Prof. Lang zur Verfügung gestellt wurden, die als Subemarginula intermedia Reeve angeschrieben waren, schien es mir wohl der Mühe wert, sie zu untersuchen und zu sehen, wie weit ihre innere Organisation mit der von Fissurella übereinstimme. Im Verlauf meiner Arbeit war es mir dann erst ziemlich spät möglich, die neue, große Arbeit

Digitized by Google

von Pelseneer (60) zu Gesicht zu bekommen. Pelseneer hat nun freilich auch Emarginula und zwar die Species E. Huzardi in seine Untersuchungen einbezogen und ihre Uebereinstimmung mit Fissurella in allen wesentlichen Punkten ausgesprochen, ja er nimmt Emarginula geradezu als Typus für die Fissurelliden. Damit war die Aufgabe, die ich mir in einer Richtung gestellt hatte, gelöst. Die Arbeit Pelseneer's ist aber sehr kurz gehalten, und es sind ihr nur Umrißfiguren mit wenig starker Vergrößerung beigegeben, so daß mir immer noch Einzelheiten zur Veröffentlichung blieben. Dann aber hat Pelseneer auch zum erstenmal eine neue Auffassung über den Zusammenhang von Pericard, Niere und Gonade ausgesprochen, also gerade von denjenigen Organen, die bei den Diotocardiern am meisten umstritten sind. Dadurch erhielt meine Arbeit eine etwas andere Bedeutung. Es handelte sich jetzt auch darum, festzustellen, ob diese Angaben für die mir zur Verfügung stehende Form stimmen. Wie weit dies der Fall ist, wird der specielle Abschnitt zeigen. Im übrigen ist Subemarginula intermedia, synonym Parmophorus intermedius auch in den anderen Organsystemen noch nicht genau untersucht und mithin auch die Bestätigung der Verhältnisse, wie sie für andere Fissurelliden bekannt sind, neu.

Zu den 5 Exemplaren, die als Subemarginula intermedia Reeve bestimmt waren, erhielt ich später noch einige als Subemarginula parmophoroidea Q. u. G. angeschriebene und einige nur als Subemarginula bezeichnete. Die Bestimmungen waren von Herrn Suter in Christchurch ausgeführt worden. Alle Tiere stammen aus Neuseeland. In seiner „Revision of the recent Rhipidoglossate and Docoglossate Mollusca of New Zealand" hat Hutton aber das Subgenus Subemarginula ganz fallen gelassen und die mir vorliegenden Tiere dem Genus Parmophorus Blainville eingeordnet. Hier führt er unter Subgenus Tugalia Gray die Species Parmophorus intermedius Reeve auf, als synonym dazu Tugalia elegans Gray, T. cinerea Sowb., T. ossea Sowb. und T. australis Tenison-Woods. Mit dieser Form ist Subemarginula intermedia Reeve identisch. Was Subemarginula parmophoroidea betrifft, die in Hutton's Arbeit nicht mehr erwähnt ist, so kann auch sie nichts anderes als die gleiche Art Parmophorus intermedius Reeve sein, und die nicht weiter bestimmte Subemarginula-species, die mir zugestellt wurde, ist ebenfalls mit ihr identisch,

so daß ich also nur eine Species untersucht habe. Die Schalen waren von den Tieren entfernt, die Tiere in wässeriger Sublimatlösung fixiert und in 70-proz. Alkohol aufbewahrt. Sie haben verschieden lang darin gelegen, wodurch ihre Färbung verschieden verändert war, was mich neben der verschiedenen Benennung anfänglich verleitete, sie für verschiedene Species zu halten. Die einen Exemplare, die seit 1885 in Alkohol liegen, erwiesen sich für mikroskopische Präparate als untauglich und ließen sich nur zur Orientierung über die makroskopischen Verhältnisse verwerten. Auch eine zweite Partie, die als Subemarginula parmophoroidea bestimmt war, gab unzuverlässige mikroskopische Bilder, da die Epithelien vielfach gelitten hatten. Zu genauen Untersuchungen blieben also nur die zuerst erhaltenen 5 Exemplare, die immerhin über histologische Verhältnisse auch nicht überall die nötige Klarheit aufwiesen.

Am geeignetsten für das Studium der gesamten Organisation zeigten sich neben makroskopischen und Lupenpräparaten Querschnittserien. Diese erhielt ich durch Schneiden in Paraffin, wobei die Radula und der sehr harte Fuß ein häufiges Wechseln des Messers nötig machten. Ferner zeigte der Darm eine große Neigung zum Reißen, da er auf seiner ganzen Länge mit Nadeln aus Kieselschwämmen angefüllt war und für gute Schnitte ein ganz scharfes Messer nötig machte. Die Objekte mußten vor dem Einbetten in Paraffin in Cedernöl, nicht in Xylol gebracht werden, da sie sonst zu spröde wurden, und es war erforderlich, sie sehr lange in Paraffin zu lassen. Die Schnitte klebte ich mit Eiweißglycerin auf den Objektträger und färbte einen Teil mit Hämatoxylin und Eosin, einen anderen mit Hämalaun und Eosin. Letzteres Verfahren ergab die beste Differenzierung.

Die größten meiner Tiere waren 4 cm lang, einige etwas kleiner, aber alle über 2 cm. Ihre Gesamtform ist in den Figuren 1, 2 und 3 wiedergegeben. Beim Sterben müssen die Tiere sich stark zusammengezogen haben, der Mantelrand hat sich dem Körper dicht angelegt, und der Kopf ist ganz unter dem Mantel verborgen.

Man sieht also, wenn man das aus der Schale gelöste Tier von oben und von der Seite betrachtet, nichts als die Rückenhaut mit ihrem die Schale absondernden Epithel und den Mantel, ferner den hufeisenförmigen Schalenmuskel, und bei den einen Tieren mehr, bei den andern weniger zeichnen sich die Eingeweide durch die Rückenhaut ab. Am Mantel unterscheidet man leicht 3 Ab-

Digitized by Google

teilungen. Eine erste, oberste endigt mit einer leicht gekerbten Linie, ein zweiter, tiefer liegender Abschnitt zeichnet sich durch schwarzes Pigment aus, das aber mit unregelmäßigen Unterbrechungen abgelagert ist, der dritte, größte Teil bildet einen dicken, weichen Wulst, der das untere Ende des Fußes erreicht und sich stellenweise sogar auf dessen Unterfläche umschlägt. Dieser Wulst umzieht das ganze Tier kontinuierlich, nur vorn in der Mittellinie ist er unterbrochen. Da er aber ausgestreckt länger ist als der ganze Umfang des Tieres, so muß er sich in Falten legen, und diese Falten können auf den ersten Blick den Glauben erwecken, als ob man einzelne Lappen und nicht einen einheitlichen Wulst vor sich habe.

Schlägt man den Mantelrand nach oben (Fig. 3), so sieht man erst den Körper des Tieres von der Seite, ferner den Kopf, der den nach unten gerichteten Mund und ein Fühlerpaar (*F*) trägt. An jedem Fühler ist ein seitlicher Höcker, und an dessen Ende sitzt, als schwarzer Fleck sichtbar, ein Auge. Aus der Mandelhöhle ragt auf jeder Seite die Spitze einer Kieme hervor (*K*). In halber Höhe der Leibeswand erkennt man eine Reihe kleiner Tentakelchen. Sie endigt jederseits hinten am Kopf und stellt das Epipodium (*E*) dar. Die Tentakelchen sind nicht alle gleich groß, doch zeigt sich kein regelmäßiger Wechsel von größeren und kleineren. Ihre Zahl war nicht ganz konstant, immer zählte ich etwas weniger als 50, bei einem der größten Tiere z. B. 49. Die Unterseite des Fußes weist zahlreiche Runzeln auf, die alle möglichen Richtungen verfolgen und auch eine Folge der starken Kontraktion sind, die alle Teile des Tieres erkennen lassen.

Um sich über die Lage der Organe in der Mantelhöhle zu orientieren, muß diese durch einen Längsschnitt geöffnet werden. Sie ist sehr tief und reicht von vorn nach hinten fast bis zur Mitte des Tieres. Beiderseits neben der Mantelhöhle liegt ein Teil des Schalenmuskels, der sie seitlich abschließt, so daß sie die Form einer Tasche erhält. In der Mittellinie, und zwar an der Decke dieser Tasche zieht von hinten her eine Strecke weit der Enddarm, und zu seinen beiden Seiten, ganz im Hintergrund der Mantelhöhle öffnen sich die beiden Nieren. Von der linken Nierenöffnung ist aber ihrer geringen Dimensionen wegen makroskopisch nichts zu sehen, und auch die Oeffnung der rechten Niere ist schwer zu erkennen, da sie, wie auch Schnitte zeigen, nur auf einer ganz kleinen Erhöhung liegt, und man kaum wie bei Fissurella von einer Nierenpapille sprechen kann. Zu beiden Seiten des

Enddarms liegen auch die beiden Kiemen, die genau gleich lang und gleich gestaltet sind. Nur insofern wichen sie bei einigen Exemplaren von völliger Symmetrie ab, als die Spitzen beider nach rechts gekrümmt waren. In das Dach der Mantelhöhle eingelagert ist ein Teil des Pericards mit den darin enthaltenen Organen, also dem Ventrikel und den beiden Vorhöfen.

Oeffnet man den Eingeweidesack von oben und hebt die ganze Decke desselben ab, um die Eingeweide in ihrer natürlichen Lage zu sehen, so erkennt man das Bild Fig. 2. Das Herz mit einem Ventrikel und 2 Vorhöfen ist ein wenig von der Mittellinie nach rechts verschoben. Der Ventrikel wird vom Enddarm durchbohrt. Vom Mitteldarm ist derjenige Teil sichtbar, der der rechten Körperwand entlang nach vorn und hier nach links zieht, um dann, eine kleine Schleife bildend, in den Enddarm überzugehen. Von rechts-hinten schräg nach links-vorn erstreckt sich der Magen, und zu seinen beiden Seiten erscheint ein Teil der Leber. Ferner sieht man noch die Niere, die als gelblich-grüner Körper in der vorderen Hälfte des Eingeweidesackes ganz oberflächlich gelagert ist, und endlich die Gonade, die den Mitteldarm ein wenig von der rechten Körperwand abdrängt, aber auch etwas nach links über die Medianlinie hinausreicht. Den Eingeweidesack umgiebt sowohl hinten, als auch zu beiden Seiten der Schalenmuskel, der vorn jederseits mit einer hakenförmigen Umbiegung endigt.

Das Körperepithel ist einschichtig und fast überall reichlich mit Becherzellen versehen. Letztere fehlen nur an den Lippen und sind am Fuße durch besondere Drüsenzellen vertreten. Die Höhe der Zellen ist sehr verschieden, damit auch die Form der Zellen und Zellkerne. Wo das Epithel hoch ist, sind Zellen und Kerne länglich. Pigmenteinlagerungen finden sich nur am mittleren Teil des Mantels. Ein specifisches Epithel sondert die Schale ab. Es ist verhältnismäßig niedrig und aus zwei Arten von Zellen zusammengesetzt. Die einen, bedeutend größer, besitzen einen mit Eosin stark färbbaren Zellleib, die anderen, schmäleren sind indifferente Epithelzellen. Offenbar kommt die secernierende Thätigkeit nur der ersten Art zu. Diese findet sich auch noch in einer rinnenartigen Vertiefung, die außerhalb des Schalenmuskels hinzieht (Fig. 5 *a*) und die bei der Vergrößerung der Schale thätig sein muß. In ganz geringer Zahl trifft man rot gefärbte Drüsenzellen auch im Epithel zwischen der eben genannten Rinne und

dem Rande *b*, Fig. 5, dann wieder viel reichlicher am Rande *b* selbst und auch noch an der Unterseite des obersten Mantelteils. Daß sie an letzterer Stelle mit der Bildung der Schale nichts mehr zu thun haben können, ist klar, auf den Präparaten zeigen sie aber genau das gleiche Aussehen wie die unter der Schale liegenden Zellen, während die Becherzellen z. B. in den untersten Teilen des Mantels immer hell und ungefärbt sind. An der Kriechfläche des Fußes sind die Kerne der Epithelzellen überaus lang und schmal, und die Zellen tragen eine Cuticula. Zwischen diesen einen Zellen stehen andere, die weit in das unterliegende Bindegewebe reichen, einen gewundenen Verlauf nehmen und sich gegen den basalen Teil hin keulenartig verdicken. Am dicksten Teil findet sich der Kern. Der Zellinhalt färbt sich mit Hämalaun violett-braun. Die Gesamtheit dieser Zellen, die über die ganze Kriechfläche zerstreut sind, bildet die Fußdrüse. Als eine weitere Epithelbildung ist noch die Hypobranchialdrüse zu nennen. Thiele (70) hat ihre Ausdehnung bei Emarginula abgebildet. Wie man auf Fig. 7 *Hp* erkennt, kleidet sie die Decke der Mantelhöhle aus; sie überzieht auch den Enddarm von unten und tritt eine Strecke weit auf die Kiemen über, nämlich auf den Rand, der den zuführenden Blutsinus enthält. Im hintersten Teil der Mantelhöhle, wo beide Kiemenränder mit deren Wandung verwachsen sind, findet man aber auch noch auf dem abführenden Kiemenrand einen ganz kleinen Bezirk mit der Hypobranchialdrüse bedeckt. Histologisch lassen sich an ihr zweierlei Elemente unterscheiden. Einmal breite Zellen mit hellem Plasmakörper, der sich durch die von mit angewandten Reagentien nicht färben läßt, mit rundlichem Kern, der nahe der Basis liegt (Fig. 4). Dann finden sich Zellen, deren Kern viel mehr distal gelegen ist und eine längliche Form hat. Basalwärts gehen diese Zellen in einen feinen Stiel aus, distalwärts vom Kern verbreiten sie sich, die einen konisch, andere schwellen kugelig an. Alle zeichnen sich durch einen dunkleren Zellinhalt von den zuerst beschriebenen aus. Die Zellen der zweiten Art sind die secernierenden. Was für eine Bedeutung das von ihnen abgesonderte Skelet hat, ist aber fraglich. Haller (33) glaubt, daß es eine Umhüllung der Eier bilde, die bei der Ablage unbedingt in die Drüse hineingeraten (Cemoria). Bei meiner Art muß ihr aber eine andere Funktion — vielleicht neben der von Haller angenommenen — zukommen, da sie bei männlichen und weiblichen Tieren gleich stark entwickelt ist und da sie vollkommen

symmetrisch auftritt, trotzdem die Geschlechtsprodukte nur auf der rechten Seite durch die Nierenöffnung austreten.

Den Mantelrand (Fig. 5) rechnen wir von der Rinne *a*, die außerhalb des Schalenmuskels liegt, nach auswärts und abwärts. Wie schon oben erwähnt wurde, sind an ihm 3 Bezirke zu unterscheiden, die sich makroskopisch leicht erkennen lassen, besonders gut aber auf Querschnitten. Die Hauptmasse des Mantelrandes wird durch Muskulatur und Bindegewebe gebildet, zwischen denen große Blutlakunen auftreten. Die Verteilung der Gewebe auf die 3 Mantelteile ist aber keine gleichmäßige. Der oberste Teil enthält der Hauptsache nach Bindegewebe, nur unter dem oberen Rande zieht ein ziemlich wohl begrenztes Muskelbündel hin. Es ist aber vom Epithel noch durch eine Reihe kleinerer Blutlakunen getrennt. Wenn das Epithel dieses Mantelteiles stellenweise in Fältchen gelegt ist, so rührt das wahrscheinlich wieder nur von einer Kontraktion der Muskeln her. Im mittleren Mantelteil ist es anders, dort sind die Falten konstant, viel höher, aber auf der unteren und oberen Seite dieses Abschnittes verschieden gestaltet. Auf der Oberseite sind sie einfach, schmal und mit dem früher erwähnten pigmentierten Epithel überzogen. Was sie aber noch ganz besonders auszeichnet ist die Thatsache, daß sie ganz mit Muskulatur ausgefüllt sind, die auf Schnitten, wie Fig. 5, quer getroffen ist. Auf der Unterseite sind weniger, aber mächtigere Falten, in die die längs geschnittenen Muskelfasern ausströmen. Quer getroffene Muskulatur sieht man nur ganz wenige, wie überhaupt im ganzen Mantelrand, außer in den genannten Falten. Die Falten am unteren Rande dieses Mantelteiles, also z. B. *X* Fig. 5, zeichnen sich noch besonders dadurch aus, daß ihre Oberfläche ebenfalls wieder, also sekundär gefältelt ist. Das Epithel derselben ist überaus reich an großen Becherzellen (Fig. 6) mit hellem, granuliertem Inhalt. Zwischen den Becherzellen findet man in dunklerem Protoplasma langgestreckte Zellkerne. Der ganze mittlere Mantelteil wird viel reichlicher von Muskulatur durchzogen als der obere und untere, immerhin enthält auch er noch große Bluträume. Er erhält auch eine reichliche Innervation vom Mantelnerven aus, was in Verbindung mit seiner eigentümlich gestalteten Oberfläche auf seine Bedeutung als Sitz einer besonderen Sinnesempfindung schließen läßt. Genaueres konnte ich aber nicht beobachten. Der größte, unterste Mantelteil enthält wenig Muskulatur, und zwar zieht diese als eine deutliche Schicht längs dem Innenrande hin. Sonst trifft man hier

fast nur Bindegewebe, das gewaltige Hohlräume unausgefüllt läßt. Ohne Zweifel spielt namentlich dieser unterste Teil des Mantels eine bedeutende Rolle als Respirationsorgan, denn in den Hohlräumen findet man oft Blutkörperchen, und durch das niedere Epithel muß ein Gasaustausch zwischen Wasser und dem vielen Blut in den Lakunen möglich sein. Noch wahrscheinlicher wird die Annahme dadurch, daß das Blut aus dem Mantel mit dem aus der Kieme abströmenden zusammenfließt. Da, wo der Mantel nämlich mit dem Körper zusammenhängt, liegt ein Blutraum (Fig. 5 *R*), der von der Gegend der einen Kieme nach hinten und rings um den Körper wieder nach vorn in die Nähe der anderen Kieme zieht und das Blut des Mantels aufnimmt, um es jederseits dem Vorhof des Herzens zuzuführen.

Im Anschluß an dieses eine blutreinigende Organ soll das andere, die Kieme, besprochen werden. Wie schon gesagt wurde, liegen die beiden Kiemen symmetrisch in der Mantelhöhle. Eine jede besteht aus einer Lamelle, die im hinteren Teil der Mantelhöhle schräg von innen-oben nach außen-unten zieht (Fig. 7). Vorn ist sie beiderseits mit der Wand der Mantelhöhle nicht mehr verwachsen, ragt also frei in diese hinein. Sowohl auf ihrer oberen als auf ihrer unteren Seite trägt sie je eine Reihe von Kiemenblättchen, in denen die Oxydation des Blutes vor sich geht. In Fig. 7 sind die Blättchen schräg geschnitten, ihre Form wird durch Fig. 8 wiedergegeben. Sie sind nicht zu beiden Seiten der Lamelle gleich groß, sondern die nach unten gerichtete Reihe übertrifft die obere. Ebenso ist die Form eine etwas verschiedene, indem das untere Blättchen in einen kurzen Fortsatz ausgezogen ist, der einige Aehnlichkeit aufweist mit der Kiemengeißel, die Haller (33) von Cemoria noachina abgebildet hat. Dort ist sie freilich noch bedeutend länger und am äußeren und oberen Kiemenblättchen zu finden. Im übrigen ändert die Form der Kiemenblättchen an ein und derselben Kieme. Fig. 8 zeigt Blättchen aus dem hinteren Teil der Kieme, nach vorn werden sie viel schmäler. Die beiden Ränder der Hauptlamelle sind verdickt, und jeder enthält ein Blutgefäß. Durch den oberen, medialen Rand wird das Blut zu-, durch den unteren, lateralen Rand abgeleidet. Lateral vom ableitenden Blutsinus liegt das Kiemenganglion (*Gl*); im vorderen Teil der Kieme findet man an der gleichen Stelle den vom Kiemenganglion entspringenden Kiemennerv, der bis zur Spitze der Kieme zieht. Am medialen Rande verläuft ebenfalls ein Nerv, und zwar liegt

Digitized by Google

er im Blutsinus oder medial von ihm (Fig. 7 *Ne*). Er ist von Pelseneer (60) beschrieben worden als „nerf afférent". Lateral vom zuführenden Blutsinus liegt immer ein Bündel von Längsmuskelfasern, das in dieser Lage (Fig. 7 *M*) die ganze Kieme durchzieht und eine Verkürzung des ganzen Gebildes bewirken kann. Das Epithel, das die Lamelle beiderseits bedeckt, ist — ausgenommen die Partie, die noch von der Hypobranchialdrüse überzogen wird — ein kubisches, an dem ich keine Wimpern sehe. Boutan beschreibt aber solche für Fissurella, und wahrscheinlich sind sie auch an der frischen Kieme von Parmophorus vorhanden. Zwischen den beiden Epithelschichten liegt Bindegewebe, von Bluträumen durchzogen, die sich an beiden Rändern durch besondere Größe auszeichnen. Besonders weit ist der abführende Blutraum, der durch eine eigene Modifikation des umgebenden Bindegewebes offen gehalten wird. Es haben sich Stützlamellen entwickelt, Gebilde, die sich mit Eosin intensiv rot färben, aber keine Struktur erkennen lassen. Sie fehlen am zuführenden Blutraum. Die einzelnen Kiemenblättchen zeigen im großen ganzen den gleichen Bau wie die Hauptlamelle: ein Epithel mit runden Kernen (Fig. 9) und unter dem Epithel eine dünne Schicht von Bindegewebe. Zwischen den beiden Bindegewebsschichten bewegt sich das Blut, doch ist dieser Raum von kurzen Querverbindungen beider Wandungen durchzogen. Längs dem Rande jedes Blättchens wird ein Blutraum von 2 Stützlamellen offen gehalten; dieser Sinus öffnet sich einerseits in den zuführenden, andererseits in den abführenden Blutraum der Hauptlamelle, und es gelangt nur sehr wenig Blut von ersterem in letzteren, ohne ein Kiemenblättchen passiert zu haben. Innerhalb des Randsinus, der jedes Kiemenblättchen durchzieht, ist dieses von einem charakteristischen Epithel überzogen, das auf Schnitten (Fig. 9) sofort in die Augen fällt. Es ist bedeutend höher als das übrige Kiemenepithel, weist längliche Kerne auf und zeigt an seinem Rande eine dunklere Färbung. Besonders ausgezeichnet ist es aber durch lange und starke Wimpern, die zur Erneuerung des Wassers um die Kieme dienen müssen. Das Blut, das die Kiemen durchströmt, wird ihnen aus einem Blutsinus zugeführt, der unter dem Enddarm gelegen ist, das abströmende, gereinigte Blut wird aufwärts geleitet, um durch die Decke der Mantelhöhle zu den Vorhöfen des Herzens zu gelangen. Auf diesem Wege trifft es mit dem ebenfalls oxydierten Blute zusammen, das aus dem Mantel in das Ringgefäß gelangte, welches

oben als unter dem Mantelrand verlaufend beschrieben wurde. Bekanntlich liegen bei den cyclobranchen Docoglossen die Kranzkiemen an eben dieser Stelle.

Ueber das Blutgefäßsystem sind meine Untersuchungen sehr unvollständig. Injektionen habe ich keine versucht, da es mir einerseits an Material dazu gebrach und da ich mir bei dem Konservierungszustand der meisten Tiere wenig Erfolg versprach. Nach Schnitten den Weg des Blutes festzustellen, scheint mir zu unzuverlässig, da die Blutgefäße nicht mit Epithel ausgekleidet sind, vielmehr nur Lücken als Ueberreste der primären Leibeshöhle darstellen. Sobald diese Lakunen nicht mit Blut gefüllt sind, können sie ganz zusammenfallen, dann sieht man sie auch so mannigfach ineinander übergehen, daß es mir fast unmöglich scheint, den wirklichen Weg des Blutes so ausfindig zu machen. Ich beschränke mich daher auf eine kurze Beschreibung des Centralorgans. Das Herz ist bei allen Fissurelliden vom Enddarm durchbohrt und liegt mit den beiden Vorhöfen im Pericard. Dieses stellt einen in die Quere gezogenen Raum dar, der zum größeren Teil in der Decke der Mantelhöhle liegt, mit der hintersten Partie aber der Niere aufgelagert ist. Die beiden Seitenteile des Pericards ziehen sich etwas nach hinten, so daß das ganze leicht sichelförmig gebogen erscheint. Von der rechten hinteren Spitze führt der Nierentrichter in die rechte Niere. Das Pericard ist mit einem Epithel ausgekleidet, welches sich auf die Organe, die im Pericard liegen, umschlägt und diese so von außen überzieht. Es sind der Ventrikel, die Vorhöfe und ein Stück des Enddarmes. Auf Schnitten erkennt man die Epithelzellen an langgestreckten, ganz flachen Kernen, nur vom Ueberzug der Vorhöfe erhält man ein anderes Bild. Die Wandungen der Vorhöfe sind nämlich vielfach in Falten gelegt, so daß man fast auf jedem Schnitt auch Stücke von Flächenbildern des Epithels erhält, und auf diesen sieht man viele große, dunkelblau gefärbte Kerne von runder Form. Wo die Vorhofwand quer getroffen ist, erscheinen die Kerne des Epithels dicker (Fig. 10) als z. B. auf dem Ventrikel, müssen also anders gearteten Zellen angehören. Ich stehe nicht an, das Epithel auf den Vorhöfen als Pericardialdrüse zu bezeichnen, obwohl ich die Zellen nirgends sich so hoch erheben sehe, wie Perrier (61) es für Fissurella zeichnet. Ich glaube aber aus einem anderen Grunde auf ihre secernierende Thätigkeit, wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit, schließen zu dürfen, nämlich aus der Vergrößerung der Oberfläche, die sie bedecken. Die

Falten in der Wandung der Vorhöfe rühren nicht nur daher, daß diese, weil blutleer, zusammengefallen sind, sondern von ihnen erheben sich muskulöse Hervorragungen in das Pericard nach unten und nach oben, und namentlich auf diesen sind die großen Zellen zu finden, die ich für secernierend halte, analog den Zellen, die bei Fissurella beschrieben wurden. Die Wandung der Vorhöfe besteht aus einer dünnen Schicht von Bindegewebe, das mit einem Netz von Muskelfasern (Fig. 10 *M*) verbunden ist. Auf Schnitten erhält man oft ein Bild, das glauben macht, die Muskelfasern zögen mitten durch den Vorhof, doch rührt dies nur von der unregelmäßigen Oberfläche her. Im Innern sind die Vorhöfe so wenig mit Epithel ausgekleidet wie der Ventrikel. Dieser besteht nur aus dicker, jedenfalls bedeutend stärkerer Muskulatur als die Vorhöfe und giebt in seinem hinteren Teil nach links die Aorta ab.

Ueber das Nervensystem kann ich nichts wesentlich Neues mitteilen. Es stimmt ziemlich genau mit dem von Fissurella überein. Wir finden zunächst ein Paar Cerebralganglien von spindelförmiger Gestalt, die neben dem Munddarm liegen. Sie sind durch die Cerebralkommissur verbunden, die über dem Munddarm hinzieht. Mit der Kommissur verläßt ein starker Nerv das Ganglion. Haller (34) hat ihn als Schnauzennerv bezeichnet. Von den 2 Hautnerven, die der gleiche Autor für Fissurella beschreibt, konnte ich aber nur den einen finden. Ferner nehmen vom Cerebralganglion ihren Ursprung 3 „Nerven der Buccalmuskulatur", der Fühlernerv und der Sehnerv. Die beiden letzten sind die stärksten. Eine deutliche Labialkommissur verbindet unter dem Munddarme durch die hinteren Verlängerungen der Cerebralganglien, die „saillies labiales" der französischen Autoren. Den gleichen Ursprung wie diese Kommissur haben die Konnektive, die zu den Buccalganglien führen, ferner Nerven, die Haller (34) für Geschmacksnerven anspricht. Da ich keine Geschmacksknospe finden kann, halte ich sie einfach für Nerven der Munddarmwandung. Die Konnektive zu den Buccalganglien senken sich anfänglich ein wenig, ziehen dann aber nach oben und rückwärts, um in den zu einer Hufeisenform vereinigten Buccalganglien zu endigen, die unter dem vorderen Teile des Oesophagus zusammenstoßen. Von ihnen gehen jederseits folgende Nerven aus: ein sehr kräftiger, der auf das Dach des Munddarmes zieht und einen starken Ast in die laterale Falte desselben sendet, um die dort liegende Zellanhäufung (siehe Munddarm) zu innervieren; dann ein Nerv, der die Buccaldrüse innerviert; ein schwacher Nerv für die

Muskulatur des Oesophagusbodens — er entspricht dem, der nach Haller zum Peritoneum führen soll, das ich aber nicht finde — ein Nerv, der rückwärts, der Rachenscheide entlang zieht, ein überaus schmächtiger „unterer" und ein ebenfalls sehr schwacher „oberer Oesophagealnerv".

Von den Cerebralganglien ziehen Cerebropedal- und Cerebropleuralkonnektiv, nahe beisammen liegend, zu einer Ganglienmasse, die Pedal- und Pleuralganglien enthält, ohne daß eine scharfe Grenze zwischen beiden Teilen gezogen werden könnte. Auch die beiderseitigen Hälften gehen ohne Kommissur ineinander über. Dieser Ganglienmasse sind die beiden Otocysten aufgelagert. Nach Haller (34) soll dem Cerebropedalkonnektiv der Hörnerv, dem Cerebropleuralkonnektiv ein Konnektiv vom Pleuralganglion zu den Buccalganglien angelagert sein. Es gelang mir aber nicht, in einem der Konnektive noch gesonderte Fasern zu erkennen. Aus den Pleuralganglien nehmen ihren Ursprung die Visceralkommissur, die typische Chiastoneurie aufweist, und die Mantelnerven. Der von der linken Seite entspringende Teil der Visceralkommissur zieht unter dem Oesophagus durch nach rechts, steigt seitlich von ihm in die Höhe und bildet das Subintestinalganglion. Von diesem zieht eine Kommissur zum rechten Kiemenganglion, eine andere zum Abdominalganglion. Vom rechten Pleuralganglion zieht die Visceralkommissur sogleich rechts vom Oesophagus und über der von links kommenden Visceralkommissur nach oben, tritt links von der Medianlinie ins Supraintestinalganglion, und dieses steht wieder mit dem linken Kiemen- und mit dem Abdominalganglion in Verbindung. Vom Subintestinalganglion zieht ein Genitalnerv an die Gonade, vom Supraintestinalganglion ein feiner Zweig an den Darmkanal und zwar an den Mitteldarm, kurz nachdem er den Magen verläßt. Vom Abdominalganglion werden innerviert: durch einen Nerv die Herzkammer, durch einen Nerv die Leber und der Darmkanal, durch einen Nerv die Niere, und endlich hat Pelseneer noch einen Nerv entdeckt, der im subanalen Blutsinus nach vorn zieht, Aeste zur rechten Nierenöffnung abgiebt, hierauf sich teilt und je einen Ast längs dem zuführenden Rande der Kieme bis zu deren Spitze sendet. Bei Parmophorus intermedius läßt sich dieser letztere Nerv auf Schnitten leicht verfolgen. Von jedem Kiemenganglion zieht ein Nerv längs dem abführenden Kiemengefäß bis zur Spitze der Kieme, 2 Nerven begeben sich mit dem Blutraum, der das Kiemenblut zum Herzen führt, an das Pericard

und die Vorhöfe, und ein kleiner Nerv zieht vorwärts in den Mantel. Pelseneer (60) beschreibt ferner auf beiden Seiten einen starken und ziemlich kurzen Nerv, der das Kiemenganglion mit dem Hauptstamm der Pallealnerven verbindet. Diese Verbindung konnte ich auch auf guten Schnitten nicht sehen, will sie deswegen aber nicht in Abrede stellen, namentlich darum nicht, da ich einige Lücken in der Muskulatur sehe, die die Richtung haben, wie jene Verbindungen sie einschlagen müßten. Es wäre möglich, daß hier die Nerven aus irgend welchen Gründen zerstört sind. Die Pallealnerven, die, von den Pleuralganglien ausgehend, den Schalenmuskel durchbrechen und ihn gleichzeitig innervieren, gehen bis zu einem Ringnerven, der im Mantel liegt (Fig. 5 *Ne*), und von dem aus wieder kleinere Aeste die einzelnen Mantelpartien versorgen. Was endlich die Pedalstränge betrifft, so sind sie im Verhältnis zum Körper sehr kurz und erreichen mit ihrer hinteren Verbindung nicht einmal die Mitte des Eingeweidesackes. Im Bau stimmen sie mit denen von Fissurella überein. Die laterale Längsfurche, die sie in zwei Teile teilt, ist deutlich ausgeprägt, vom oberen Teil wird das Epipodium, vom unteren die Fußmuskulatur innerviert. Nach der Ansicht de Lacaze-Duthiers' (43, 45) deutet diese Furche auf die doppelte Natur der Pedalstränge hin. Der obere Teil soll pleuraler, nur der untere pedaler Natur sein, dann rechnet er aber das Epipodium auch nicht zum Fuß, sondern zum Mantel (manteau inférieur).

Diese Ansicht, die auch v. Jhering teilt, die ferner von Wegmann (73) und Boutan (12, 13) vertreten wurde, hat neuestens wieder eine Stütze gefunden an der Beobachtung, die Bouvier und Fischer (15) am Nervensystem von Pleurotomaria machten. Bestritten wurde sie von Spengel (65), Pelseneer, Haller und Thiele. Da meine Beobachtungen den bisherigen keine neuen Gründe für die eine oder andere Auffassung beifügen, begnüge ich mich, die Kontroverse erwähnt zu haben, und füge noch bei, daß die Verteidiger der einheitlichen Pedalstränge darin wieder verschiedener Ansicht sind, daß Thiele (68) das Epipodium doch als zum Mantel gehörig betrachtet, während die anderen genannten Forscher es zum Fuße rechnen. Parmophorus intermedius wird in dieser Frage die Lösung wohl nicht herbeiführen können. Das Nervensystem ist in seiner ganzen Ausdehnung, sowohl an den Ganglien wie an den Nerven von einer bindegewebigen Hülle umgeben, deren Kerne auf Schnitten lang und schmal erscheinen. In Wirklichkeit sind sie oval und ganz flach gedrückt. Ueber

die Histologie des Nervensystems selbst war wenig festzustellen, da an vielen Präparaten das Protoplasma um die Kerne gar nicht, an anderen nur undeutlich sichtbar wurde. Immerhin ließen sich die beiden bei Prosobranchiern schon oft unterschiedenen Zellarten erkennen, die durch ihre Größe voneinander abweichen. Die großen Zellen, deren Kerne auch bedeutend größer sind als die der anderen, finden sich besonders schön in den Pedalsträngen, wo auch in Einzelfällen ihr großer Protoplasmakörper erhalten ist. Ihr Kernkörperchen ist immer deutlich. Thiele (69) vermutet, daß diese großen Zellen motorisch, die kleineren, deren Kernkörperchen oft schwer zu sehen ist, sensibel seien. Willcox (75) hält die kleinen Kerne wenigstens zum Teil für Kerne der Neurogliazellen. Was das Vorkommen der Ganglienzellen betrifft, so ist es nicht auf die als Ganglien bezeichneten Anschwellungen beschränkt, sondern die Nerven zeigen oft auf weite Strecken in ihren äußeren Schichten noch Zellen eingelagert. So findet man sie namentlich vom Pleuralganglion an noch weit an der Visceralkommissur und vor allem mit nur kurzen Unterbrechungen am Ringnerv des Mantels.

Von Sinnesorganen treten auf: Augen, Fühler, Seitenorgane, Osphradien, Otocysten, und wahrscheinlich muß dem Mantelrande noch eine bestimmte Sinnesempfindung zugeschrieben werden. Die Augen, die auf einem kurzen Seitenast der Fühler stehen, sind vom gleichen Typus wie die von Fissurella. Fraisse (28) hat ihren Bau schon 1881 beschrieben. Die Epidermis zieht ununterbrochen über das Auge hinweg, unter ihr liegt Bindegewebe, dann folgt als rings geschlossene Blase eine Epithelschicht. In ihrem vorderen Teil enthält sie durchsichtige kubische Zellen, im hinteren Teil erstens pigmentierte, basalwärts verschmälerte Zellen, die der Perception von Licht dienen, und unpigmentierte, die den Gallertkörper absondern. Um den hinteren Teil des Auges bildet der Sehnerv einen Nervenplexus. Die Fühler sind als Tastorgane aufzufassen. An meinen Präparaten ist zwar ein Sinnesepithel nicht erkennbar, aber schon der starke Nerv, der den Fühler durchzieht, deutet auf besondere Empfindlichkeit hin, und im übrigen sind die Fühler ja gebaut wie bei den anderen Fissurelliden, bei denen ihre Sinnesfunktion unzweifelhaft ist. Der Hauptmasse nach bestehen sie aus Bindegewebe, das von längs, radiär und schief verlaufenden Muskelfasern durchzogen wird. Das Epithel ist niedrig und ließ keine Besonderheiten erkennen. Die Seitenorgane sind Sinnesorgane, die an der

Unterseite der Epipodialtentakel liegen (Fig. 5 *E*). Jedes Tentakelchen besitzt eine cirkumskripte Stelle, an der das Epithel sehr hoch ist. Haller's Beschreibung (34) für Fissurella paßt, so weit sich erkennen läßt, genau für Parmophorus intermedius, doch sind eben die feinsten Teile hier zerstört. Haller unterscheidet am Epipodialtentakel drei Arten von Zellen: gewöhnliche Epithelzellen, Becherzellen und Flemming'sche Pinselzellen. Letztere sollen namentlich gegen die Spitze hin häufig sein. Am Seitenorgan selbst sind zu unterscheiden: Sinneszellen mit distal gelegenem Kern, die sich basalwärts in einen dünnen Fortsatz ausziehen, und Schaltzellen mit basal gelegenem Kern. Als Osphradium ist ein Streifen differenzierten Epithels aufzufassen, der über dem Kiemenganglion und dem Kiemennerv des abführenden Kiemenrandes liegt. Es reicht also über das Ganglion hinaus, was nach Bernard (7) für Fissurella nicht der Fall sein soll. Das Epithel ist im Vergleich zum nächstliegenden hoch und enthält mächtige Becherzellen. An frischem Material müssen auch Sinneszellen unterscheidbar sein. Den Sinnesstreifen, den Thiele bei Emarginula elongata noch schwach entwickelt sah, und der, hinten am Kiemensinnesorgan beginnend, um die Fußretractorn zieht, kann ich bei Parmophorus intermedius nicht finden. Die Otocysten liegen den Pedalganglien als einschichtige Epithelkapseln mit Bindegewebsumhüllung auf. Cilien sind nicht erkennbar, und von den Otolithen ist jede Spur verschwunden. Die Gehörnerven kann ich über die Pleuralganglien hinaus nicht verfolgen. Nach den Untersuchungen de Lacaze-Duthiers' (44) ziehen sie bei allen Mollusken zu den Cerebralganglien, doch hat Thiele neuestens den Gedanken ausgesprochen, daß der Nerv der Otocysten nur bis zum Pleuralganglion gehe und daß erst sekundäre Fasern sich von hier bis zum Cerebralganglion als Fortsetzung ausbilden.

Darmkanal. Bei der Einteilung des Darmkanales halte ich mich an die Nomenklatur, die Haller (34) gegeben hat. Er nennt bei Fissurella den Teil des Verdauungstractus, der vom Mund bis zum Magen führt, Vorderdarm und unterscheidet an ihm: Munddarm, Oesophagus mit Kropf und dünnen Vorderdarm. Bei Parmophorus ist keine Einschnürung hinter dem Munddarm, und von außen läßt sich daher eine Grenze zwischen Munddarm und Oesophagus nicht angeben. Im Innern des Darmkanales ist sie aber deutlich und kommt in der Epithelauskleidung zum Ausdruck. Der Oesophagus hört mit einem blinden Ende auf

(Fig. 11), während der dünne Vorderdarm von seiner linken Seite aus weiterführt. Er zieht gerade nach hinten, und mündet von unten her in den Magen (Fig. 12 *a*). Dieser hat eine annähernd birnförmige Gestalt und nimmt einen großen Teil des Eingeweidesackes ein. Er erstreckt sich, wie schon auf Fig. 2 zu sehen war, von hinten nach links vorn. Sein breitester Teil ist hinten gelegen. Vorn biegt der Magen nach rechts unten in den Mitteldarm um. Der Mitteldarm verläuft zunächst von links vorn nach hinten rechts und zwar unter dem Magen. Hinten legt er sich der Körperwand an, soweit die Gonade dies gestattet, folgt der rechten Körperwand nach vorn, tritt dann im Bogen auf die linke Seite über, um sich schließlich mit einer kurzen Schleifenbildung in den Enddarm fortzusetzen. Der Verlauf des Darmkanales ist wesentlich verschieden von dem, der für Fissurella-Arten beschrieben worden ist; ich möchte nicht einmal von einer prinzipiellen Uebereinstimmung sprechen, und auch die Frage, ob er bei Fissurella oder Parmophorus komplizierter sei, scheint mir daher müßig. Was die einzelnen Teile des Verdauungskanales betrifft, so ist darüber folgendes zu sagen.

Durch die nach unten gerichtete Mundöffnung wird die Speise in den Munddarm geführt. Es lassen sich an ihm zwei Abschnitte unterscheiden; der eine hat eine vertikale, der andere eine horizontale Richtung. Der erste ist mit hohem Epithel ausgekleidet, das eine starke Cuticula absondert. An den Seiten ist je ein Wulst ausgebildet, der unter sich eine Art Tasche entstehen läßt und auf seiner Oberseite den Kiefer bildet. Den 2 seitlichen Taschen scheint eine secernierende Funktion zuzukommen, denn sie sind von einem besonderen Epithel ausgekleidet. Fig. 12 stellt den blinden Abschluß der rechten Tasche dar. Die untere Wand ist mit dem Epithel ausgekleidet, das im allgemeinen den vorderen Teil des Munddarmes auszeichnet, nur sind die Zellen hier etwas höher, und das Absonderungsprodukt macht nicht immer den Eindruck einer homogenen Schicht, sondern zuweilen den einer schaumigen Masse. An der oberen Wand der Tasche sind die Zellen niedrig, man sieht eine regelmäßige Reihe von Kernen. Im Grunde der Tasche ist das Epithel aber von ganz eigener Beschaffenheit, leider ließ der Konservierungszustand, in dem ich es vorfand, es nur schwer beurteilen. Die Kerne liegen nicht alle gleich hoch, einige sieht man distal, andere mehr basal, stellenweise bilden die distalen eine ziemlich regelmäßige Reihe, an

Digitized by Google

anderen Präparaten ist dies nicht der Fall. Deutlich erkennt man zwei Arten von Zellen. Bei den einen ist der Plasmaleib wohl umgrenzt, da er sich stark färbt, und zwar bald mit Eosin rot, bald mit Hämalaun oder Hämatoxylin bläulich. Die Kerne dieser Zellen liegen immer ungefähr in halber Höhe, nahe dem seitlichen Rande. Die verschiedene Tinktionsfähigkeit läßt mich vermuten, daß es Drüsenzellen seien, die sich in verschiedenem Sekretionszustande befinden. Zwischen ihnen stehen hellere Zellen, deren Grenzen gegeneinander verschwunden sind. Das ganze Epithel ist von einem dünnen Cuticularsaum überzogen.

Die Kiefer, die sich vorn in der Mittellinie nicht berühren, sind 2 dünne Lamellen, die von einer geringen Anzahl von Zellen abgesondert werden. Notwendigerweise muß mit dem Wachstum eine Verschiebung des Kiefers vor sich gehen, denn die Schneide liegt weit von jenen Zellen weg, die allein Kiefersubstanz absondern. Die der Schneide zunächst liegenden Zellen sind von ihr durch eine anders geartete Cuticula getrennt. Fig. 13 zeigt die Stelle, an der der Kiefer gebildet wird. Sie ist von hellem und niederem Epithel *EK* überzogen. Die Zellen *EM*, die tiefer liegen und am distalen Ende dunkler gefärbt sind, sondern die Cuticula *C* ab, ebenso die weiter oben gelegenen. Der eigentliche Kiefer *K* wird so zu beiden Seiten von homogenen Cuticularbildungen eingefaßt und ragt nur weiter unten frei in die Mundhöhle. Er färbt sich mit Eosin intensiver rot als alle umliegenden Gebilde und zeichnet sich noch durch seine schiefe Streifung aus. Zwischen den einzelnen Substanzstreifen zeigen sich oft größere Zwischenräume, wohl Kunstprodukte.

Die zweite Abteilung des Munddarmes, die also von der ersten rechtwinklig nach hinten führt, bietet sowohl an ihrem Dache wie an ihrem Boden beachtenswerte Eigentümlichkeiten. Vom Boden her erhebt sich die Zunge, unter die von vorn her eine kleine Ausstülpung des Munddarmes führt (Fig. 17 *A*). Letztere ist mit einschichtigem, kubischem Epithel ausgekleidet. Die Zunge dient der Radula als Unterlage und vermittelt auch deren Bewegungen. Sie besteht aus starken Muskelmassen und den sog. Radulaknorpeln, die ihnen zum Teil als Ansatz dienen. Wie Valenciennе (72) nachwies, fehlt diesen Gastropodenknorpeln das Chondrin. Amaudrut (4) fand bei seinen vergleichend-anatomischen Studien, daß bei Patella 4 Paare dieser Zungenknorpel auftreten, daß sie bei den übrigen Formen der Prosobranchier allmählich verschmelzen, daß indessen bei Fissurella noch alle 4 Paare in

ihren Rudimenten nachweisbar sind. Freilich bildet das laterale untere Knorpelpaar von Patella bei Fissurella nur noch einen Vorsprung am vorderen Paar, und das laterale obere Paar ist repräsentiert durch „une mince bande cartilagineuse, située à la limite de la membrane élastique". Das hintere Paar ist bei Fissurella noch vom vorderen getrennt, aber „les portions de leurs coques qui sont situées en regard, sont perforées et traversées par des filaments de substance cartilagineuse, s'anastomosant dans l'intervalle laissé entre les cartilages". Bei Parmophorus ist die Konzentration der Knorpel weiter fortgeschritten (Fig. 14). Wenn man sie aus der Muskulatur herauspräpariert, so glaubt man zunächst ein vorderes und ein hinteres Knorpelpaar vor sich zu haben. Man erkennt aber bald, daß hinterer und vorderer Knorpel fest miteinander verbunden sind, und zwar nicht nur durch „filaments de substance cartilagineuse", sondern durch typisches Knorpelgewebe. Schnitte zeigen das deutlich. Die Verbindungsstelle zeichnet sich aber dadurch aus, daß die Knorpelzellen hier etwas kleiner sind als mitten im Knorpel. Ueberreste der seitlichen unteren Knorpel sind auf Schnitten auch zu finden. Sie sitzen vorn-oben auf dem vorderen Knorpel und charakterisieren sich durch ihre histologische Beschaffenheit als nicht zu diesem gehörig. Im eigentlichen Knorpel sind große, polygonale, hohle Zellen mit runden Kernen durch deutliche, wenn auch verschieden dicke Scheidewände getrennt, hier aber findet man verschieden geformte Kerne, um die wenig Plasma liegt, in einer Bindegewebsgrundsubstanz, die eine schwache Faserung aufweist. Da der Knorpel als eine Modifikation des zellig-blasigen Bindegewebes aufzufassen ist, so können wir in diesem Knorpelrudiment wieder die Rückbildung von Knorpelgewebe in Bindegewebe sehen. Das seitliche obere Knorpelpaar von Patella dürfen wir bei Parmophorus als verschwunden betrachten. An der Stelle, wo es bei Fissurella als schmales, knorpeliges Band zu sehen sein soll, finden sich nur einige wenige Bindegewebszellen von ähnlicher Form wie diejenigen, die den Uebergang vom Bindegewebe zum Knorpel bilden. Mit der Konzentration und Reduktion der Knorpel geht natürlich eine Vereinfachung der Muskulatur Hand in Hand. Muskeln, die bei Patella zur Verbindung verschiedener Knorpel dienen, fallen weg, oder ihre Fasern gehen in anderen Muskeln auf und sind nicht mehr als gesonderte Bündel zu erkennen. Ich will hier nur die hauptsächlichsten Muskelzüge aufzählen, ohne zu berücksichtigen, auf welche Muskelgruppen anderer Formen sie

Digitized by Google

zurückzuführen sind. Ein transversaler Muskel (Fig. 17 *Mt*) verbindet die unteren Ränder der langen vorderen Knorpel, transversale Muskulatur zieht von den hinteren Knorpeln an den hintersten Teil der langen, und endlich ziehen Längsmuskeln von den hinteren Knorpeln längs dem Unterrand der vorderen, um sich weit vorn an den letzteren festzuheften. Zu dieser letzten Gruppe gehört ein Teil der Fasern, die auf Fig. 21 quer getroffen sind (*Mq*). Neben diesen Muskeln, die Knorpel mit Knorpel verbinden, sind solche zu nennen, die die Knorpel mit der Membran der Radula verbinden. Diese Membran (Fig. 21 durch den dicken schwarzen Strich über den Knorpeln angedeutet) zieht über die ganze Länge der Knorpel hin und setzt sich in die Radulascheide fort. Sie ist eine Epithelabsonderung und trägt die für die Nahrungsaufnahme wichtigen Zähnchen. An sie ziehen von den Knorpeln her starke Muskelmassen, von allen Teilen der hinteren Knorpel, sowohl von deren medialer als lateraler Seite. Die meisten dieser Bündel ziehen schräg nach oben und vorn, gelangen aber nur wenig weit nach vorwärts. Einige wenige Bündel jedoch, einen Teil von *Mq* (Fig. 21), sieht man unter der Querverbindung der vorderen Knorpel bis an das vordere Ende der Membran ziehen und sich an den Teil derselben anheften, der sich vor den Knorpeln nach abwärts schlägt. Auch von den vorderen Knorpeln, sowohl von deren lateraler als medialer Seite ziehen Muskeln schräg nach oben und wenig nach vorn an die Radulaplatte (Fig. 21 alle nach oben ziehenden und auf eine Strecke weit längs geschnittenen Muskeln). Sie beschränken sich aber fast ausschließlich auf die hintere Hälfte der vorderen Knorpel. Endlich ist noch eine letzte Gruppe von Muskeln zu nennen, es sind diejenigen, die von den Radulaknorpeln in die Muskulatur der Munddarmwandung ziehen. Ein derartiger Muskel, der vorderste, zieht vom lateralen Rande der vorderen Knorpel wenig schräg nach hinten und unten. Etwas weiter hinten zieht ein anderer, ebenfalls vom vorderen Knorpel schräg aufwärts in die Darmmuskulatur (Fig. 17 *MS*), und ein dritter, noch weiter hinten gelegener begiebt sich wieder vom gleichen Knorpel schräg abwärts. Starke Längsbündel ziehen ferner vom hinteren und vorderen Knorpel nach vorn-unten (Fig. 21 *Mq*), um alle in der Wandmuskulatur des Munddarmes auszustrahlen. Damit sind die Hauptrichtungen und Ansatzpunkte des Bewegungsapparates aufgezählt. Weitere Einheiten abzugrenzen, ist nicht wohl möglich. Es giebt freilich noch einzelne Gruppen, die streckenweise gut begrenzt sind, an

anderen Stellen gehen sie aber unmerklich ineinander über. Welche Bewegungen mit Hilfe dieses komplizierten Muskelapparates wirklich ausgeführt werden, kann ich nicht angeben, da ich nur konservierte Tiere zur Verfügung hatte, es kann sich daher nur darum handeln, die möglichen Bewegungen kurz zu besprechen. Dabei setze ich voraus, daß, wie AMAUDRUT nachwies, die Radula nicht auf den Knorpeln gleitet, sondern zu ihnen beständig die gleiche Lage einnimmt.

Möglich ist zunächst eine Vertiefung oder Verflachung der Längsrinne, welche die Radulamembran bildet. Die Veränderung wird bewirkt, wenn die Muskeln sich kontrahieren oder erschlaffen, die die Knorpel der beiden Seiten verbinden. Sonst kommen nur noch Bewegungen des ganzen Radulaapparates in Betracht. Von solchen ist ein Heben und Senken des Vorderteiles in Bezug auf den Hinterteil möglich durch die Thätigkeit der Muskeln, die quer vom vorderen Knorpel an die Munddarmwand ziehen. Die wichtigste Bewegung wird aber das Vorwärtsgleiten der ganzen Zunge sein, wenn die Muskeln in Aktion treten, die ganz hinten an den Knorpeln inserieren und in Seitenwand und Boden des Munddarmes enden. Für eine Rückwärtsbewegung, die der eben genannten entgegengesetzt wäre, kann ich keine besonderen Muskeln finden. Wahrscheinlich wird sie bewirkt durch die Ringmuskulatur, die den ganzen Munddarm umzieht, indem sie sich successive von vorn nach hinten kontrahiert und so die ganze Masse des Radulaapparates zurückdrängt. Die Radula selbst besteht aus der schon erwähnten elastischen Membran und den darauf stehenden Zähnchen. Beide Teile sind Absonderungsprodukte des Munddarmepithels, und zwar werden sie in der sog. Radulascheide gebildet. Es ist dies eine lange Ausstülpung des Munddarmes, die hinter der Zunge nach unten und rückwärts gerichtet ist. Sie zieht unter den Darm, wendet sich etwas nach rechts und biegt hierauf nach vorn und oben um, aber die Behauptung AMAUDRUT's (4) „ce qui amène sa partie postérieure à passer sur le tube digestif" ist zum mindesten für Parmophorus intermedius unrichtig. Die Radulascheide liegt mit allen ihren Teilen unter dem Verdauungskanal. Ausgestreckt, erreicht die Radula eine Länge von ca. 21 mm, die letzten 7 mm sind nach vorn umgebogen.

Die Anzahl der quer gestellten Zahnreihen betrug bei einem Exemplar 75, und in jeder Querreihe waren folgende Zähne vorhanden (Fig. 15). Ein mittlerer, schaufelförmiger Zahn, die Mittelplatte, verschmälert sich nicht sehr stark nach vorn hin. Der

vordere Rand ist fast gerade, in den vordersten Reihen nicht aufstehend. Die 2 innersten Zwischenplatten haben einen deutlich abgesetzten Hals, und in den hinteren Zahnreihen ist ihre Schneide wie die der Mittelplatte nach oben gebogen. Die 3. Zwischenplatte ist vorn abgerundet und zeigt einige ganz leichte Kerben, die 4. ist vorn scharf zugespitzt und zeichnet sich noch durch eine seitliche Lamelle aus. Die 5. Zwischenplatte ist der größte Zahn der ganzen Radula. Er läuft in eine starke Spitze aus, die medianwärts gekrümmt ist. Eine zweite vorspringende Spitze liegt seitlich etwas tiefer. Auf die 5. Seitenplatte folgt die kleine Flügelplatte, die in eine Spitze ausläuft und deren seitlicher Flügel ebenfalls eine Spitze bildet. Nun folgen die Seitenplatten, die überaus zahlreich sind und in Reihen stehen, die schräg nach hinten ziehen. In jeder Reihe findet man, indem man die Ansätze auf der Unterseite der Radula zählt, etwa 70 Platten. In ihrer Form sind sie nicht alle gleich, die einzelnen Formen gehen aber kontinuierlich ineinander über. Die innersten sind mit mehreren Zähnchen an der Schneide versehen, auf sie folgen solche, die in eine einzige Spitze auslaufen, die seitenständigsten werden vorn wieder breit, spatelförmig. Die letzten liegen fächerartig aneinander. Fischer (25) benutzt für diese Radula folgende Formel:

$$\sim (1 + I)\,(4 + 1 + 4)\,(I + 1) \sim$$

Am meisten Aehnlichkeit zeigt sie mit der Abbildung, die Thiele (71) für Parmophorus australis gegeben hat, weicht aber von ihr durch die viel größere Zahl von Seitenplatten ab, die bei den von Thiele untersuchten Parmophorusarten nur von einer nicht bestimmten Species wieder erreicht wird. In der Radula zeigen Fissurellidae und Emarginulidae — zu welch letzteren auch Parmophorus gehört — typische Unterschiede. Ueber den Bau der Radulascheide ist folgendes zu sagen: Ihre Form ist für den vorderen Teil auf Fig. 21 ersichtlich. Sie ist flach und sehr in die Breite gezogen. Fig. 16 giebt bei etwas starkerer Vergrößerung einen Querschnitt bedeutend weiter hinten. So weit die elastische Lamelle der Radula abgesondert wird — auf beiden Figuren durch den dicken schwarzen Strich markiert — ist das Epithel cylindrisch, mit nur einer Art von Zellen. An das Epithel tritt von unten her Muskulatur. Die Zähnchen der Radula sind auf Schnitten immer zersplittert. In den seitlichen Partien der Radulascheide ist das Epithel kubisch (Fig. 21 durch eine einfache Linie bezeichnet), an der Oberseite nimmt es im medianen Teil wieder eine andere Form an. Es besteht aus langen Zellen mit distal

stehendem Kern, die sich distalwärts verbreitern, basalwärts zuspitzen, und aus breiteren Zellen mit basal gelegenem, rundem Kern. Gegen die Mittellinie hin werden die beiden Kernreihen immer unregelmäßiger, man erkennt dort vom ganzen Epithel nur noch regellos gelagerte Kerne. Von oben wird das Epithel in die Radulascheide vorgestülpt durch Bindegewebe, das SEMPER (64) genauer beschrieben hat. Es besteht aus Zellen in einer Grundsubstanz, die von zahlreichen Muskelfasern durchzogen ist. In dieses Bindegewebe stülpt sich von vorn her ein kurzer Blindsack (Fig. 21 *ER*) des Munddarmes, dessen Epithel vorn höher, hinten mehr kubisch ist. In einem weiter hinten gelegenen Teil wird dieser Bindegewebspfropf nochmals durchbrochen, und zwar von zwei Ausbuchtungen der Radulascheide, die von beiden Seiten her in ihn eindringen und sich in der Medianlinie treffen.

Damit wäre der Boden des Munddarmes beschrieben. Die Seitenwände sind mit einem einfachen kubischen Epithel bedeckt, haben also offenbar keine andere Funktion als eben das Darmrohr zu begrenzen. Hingegen zeigt die Decke wieder eine bedeutende Differenzierung. Von oben ragen nämlich 2 Faltenpaare herab, die den Munddarm in seiner ganzen Länge durchziehen. Die mediale Falte jeder Seite (Fig. 17 *MP*) ist bedeutend höher als die laterale (*LP*). Die letztere ist dadurch ausgezeichnet, daß sie von Zellen ausgefüllt wird, die bei schwacher Vergrößerung an Ganglienzellen erinnern, und die Vermutung, daß man ein Ganglion vor sich habe, wird dadurch noch erhöht, daß ein starker Nerv in diese Zellmasse eintritt. Bei Anwendung stärkerer Linsen erkennt man jedoch, daß die Zellkerne von denen der Ganglienzellen ziemlich verschieden sind, und daß sich nicht wie bei einem Ganglion die Zellen wie ein Mantel um die Nervenfasern herum anordnen. Vielmehr machen sie den Eindruck, als ob sie allen zur Verfügung stehenden Raum auszufüllen hätten. Danach könnte man sie für lymphatische Zellen halten, doch ist mir in diesem Falle der starke Nerv unverständlich, der in das Gebilde eintritt. Daß er sich etwa bis ans Epithel fortsetze, konnte ich nicht sehen. Die beiden Falten jeder Seite des Mundhöhlendaches vereinigen sich nach hinten zu einer einzigen, die noch ein klein wenig in den Oesophagus hineinragt. Zwischen den beiden Falten mündet jederseits eine Buccaldrüse, und zwar sehr weit vorn, an der Stelle, wo der aufsteigende Teil des Munddarmes in den horizontalen übergeht. Die Buccaldrüsen sind von tubulösem Bau und liegen von jener Mündungsstelle an nach rückwärts zu beiden Seiten des

Darmes (Fig. 17 *BD*). Ein besonderer Ausführungsgang fehlt ihnen, d. h. die Röhre, die das Sekret in den Darm leitet, setzt sich genau aus den gleichen Zellarten zusammen wie die Tubuli. Von diesen Zellen erhalte ich in meinen Präparaten dreierlei Bilder (Fig. 18). Erstens sieht man Zellen, die sich fast alle gegen die Basis hin etwas verbreitern. Ihre Kerne liegen nahe der Basis, das Protoplasma nimmt bei meinen Doppelfärbungen einen roten Ton an und scheint gekörnt. Die zweite Art von Zellen ist gewöhnlich etwas ausgebuchtet und macht den Eindruck, als ob sie vorige zusammendrücke. Ihr Protoplasma ist hell, fast gar nicht gefärbt, und der Kern liegt auch hier am Grunde der Zelle. Ich halte dafür, daß diese beiden Bilder von gleichartigen Zellen herrühren, die ersteren haben ihr Sekret entleert, während die letzteren noch damit gefüllt sind. Neben ihnen findet sich in der ganzen Drüse aber noch eine ganz andere Zellart von Spindelform. Ihr Inhalt besteht aus einzelnen, ziemlich großen Körnern, die sich sowohl mit Hämalaun als mit Hämatoxylin intensiv blau, fast schwarz färben. Ist die Zelle entleert, so erkennt man sie nur als feinen, dunklen Strich, an dessen distalem Ende eine Verdickung die Lage des Kernes angiebt. An Zahl stehen diese Zellen den zuerst beschriebenen bedeutend nach. Eine dünne Schicht Bindegewebe überzieht die Drüsentubuli und läßt hier und da ganz platt gedrückte Kerne erkennen. Ein zweites Paar von Buccaldrüsen existiert nicht. Amaudrut hat sowohl für Fissurella als auch für die übrigen, von ihm untersuchten Diotocardier Buccaltaschen beschrieben, in welche die Buccaldrüsen münden. Für meine Tiere scheint mir der Ausdruck Buccaltaschen nicht sehr passend zu sein, denn weder bei Betrachtung von innen noch von außen hat man den Eindruck von Taschenbildungen. Wie Fig. 17 zeigt, umzieht die Ringmuskulatur den Munddarm annähernd kreisförmig, ohne Ausbuchtungen. Aber die Stellen, die bei anderen Formen als Buccaltaschen entwickelt sind, sind auch bei Parmophorus intermedius kenntlich. Sie liegen jederseits zwischen der lateralen und der medialen Längsfalte und zeichnen sich durch zahlreiche Drüsenzellen aus. Diese sind nicht überall gleich hoch, immer aber von langgestreckter, schmaler Form und zeigen einen körnigen, dunkelblau gefärbten Inhalt (Fig. 19), gleich den Zellen, die bei den Buccaldrüsen beschrieben wurden. Nur ganz vereinzelt trifft man die gleichen Zellen noch auf der Lateralseite der lateralen Falte. Zwischen den Drüsenzellen stehen andere mit hellem

Plasma und ovalem Kern. Die Kerne stehen aber nicht alle in gleicher Höhe. Manche findet man ungefähr in der Mitte der Zellen, wenige noch mehr distal, die große Mehrzahl aber liegt mehr basalwärts. An den übrigen Stellen des Mundhöhlendaches, also auf den Falten und dem Gebiet zwischen den beiden medialen Falten, ist das Epithel ein hohes, bestehend aus zweierlei Zellarten. Die einen, die sich distalwärts verbreitern, haben lange, schmale Kerne, sind am distalen Ende dunkler gefärbt und sondern eine Cuticula ab. Mit ihren verbreiterten Enden stoßen sie aneinander, so daß die andere Zellart nicht an die Oberfläche reicht. Sie besitzt rundliche und natürlich tiefer stehende Kerne. Die Ausdehnung dieses Epithels ist auf dem Querschnitt Fig. 17 ersichtlich. Auf weiter hinten geführten Schnitten, die schon die Gegend treffen, wo die Radula in ihre Scheide eingeschlossen ist, erhebt sich auch vom Boden des Munddarmes ein kleines Faltenpaar, das dieses gleiche Epithel trägt. Der ganze Munddarm ist zunächst von einer Ringmuskelschicht umgeben, weiter außen liegt Längsmuskulatur. Die Ringmuskeln legen sich aber nicht in ihrem ganzen Verlauf dem Epithel an, sondern strahlen bündelweise in die Längsmuskulatur aus. Ohne Verengerung geht der Munddarm nach hinten in den Oesophagus über. Nachdem die beiden Dachfalten jeder Seite sich vereinigt haben, hören sie plötzlich auf. Die Seitenteile des Verdauungsrohres ziehen sich nach unten und umfassen bogenförmig den hinteren Teil des Radulaapparates, sie bilden so die Taschen des Oesophagus. In diesen Taschen erheben sich zahlreiche Zotten, die natürlich eine sehr beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche bewirken und denen Haller (33) eine ähnliche Funktion zuschreibt, wie den Zotten der Zuckerdrüse bei Chiton. Mit der seitlichen Erweiterung des Verdauungstractus ist auch eine Aenderung des Epithels eingetreten, das für die ganze Ausdehnung des Oesophagus charakteristisch bleibt. Fig. 20 zeigt es an einer Stelle, wo die Zellen sehr hoch sind. Die meisten haben im Protoplasma Granulationen. Die ganze Figur 20 stellt ein Stück des Schnittes durch eine Zotte dar. Der Centralteil derselben wird durch Bindegewebe erfüllt. Wie Fig. 21 zeigt, ragen in den Oesophagus aber noch Gebilde hinein, die von besonderem Epithel überzogen sind. Es sind dies nach der Nomenklatur Amaudrut's die „languettes triangulaires", die er für Haliotis, Parmophorus, Fissurella etc. beschrieben hat, Gebilde, die, wenn man den Oesophagus aufgeschnitten hat, als dreieckige Flächen erscheinen, die

nach rückwärts mit einer Spitze endigen. Im Querschnitt erscheint die obere Zunge als eine Falte, die sowohl nach links als nach rechts in einen oberen und einen unteren Abschnitt zerfällt. Im Innern besteht sie aus Bindegewebe, überzogen ist sie von verschiedenartigem Epithel. Der untere Teil, also *uD* der Fig. 21, ist in Fig. 22 stärker vergrößert. Auf der unteren Seite trägt er ein relativ hohes Epithel mit zwei Arten von Zellen, solchen, die sich distal verbreitern, einen länglichen Kern besitzen und den dunklen Saum des Epithels bilden. Basalwärts laufen sie in feine Spitzen aus. Zwischen ihren Basalteilen liegen runde Kerne, die anderen Zellen angehören müssen. Auf der oberen Seite dieses Faltenteiles ist das Epithel niedrig und zeigt eine einfache Reihe rundlicher Kerne. Ganz anders gestaltet sich der obere Teil der Falte (Fig. 21 *oD*). Vergrößert ist ein Teil in Fig. 23 wiedergegeben. Das nach unten gerichtete Epithel ist sehr hoch und mehrschichtig. Es war mir nicht möglich, die Zellgrenzen genau zu bestimmen, nur eine mehr oder weniger deutliche Streifung war wahrnehmbar. Eigentümlich ist die Verteilung der Zellkerne. Nahe dem distalen Rande liegt eine regelmäßige Reihe derselben, und von ihnen an ist das Epithel dunkel gesäumt. Es schien mir, daß die Zellen, denen diese Kerne angehören, allein das Epithel abgrenzen, und daß sie basalwärts spitz auslaufen. Eine zweite, ebenso regelmäßige Kernreihe liegt ganz basal. Zwischen den beiden Kernreihen liegen nun noch, regellos auf verschiedene Höhe verteilt, weitere ovale Kerne. Die Zunge, die sich vom Boden des Oesophagus erhebt, ist etwas anders gestaltet. Das hohe, mehrschichtige Epithel ist nicht zu einer Falte erhoben, sondern bedeckt einfach einen Teil vom Boden des Oesophagus. Darüber aber erhebt sich jederseits eine Falte, deren Epithel gleich gestaltet ist wie das vom unteren Teil der oberen Zunge. Es ist aber doch eine Abweichung des mehrschichtigen Epithels am Boden von dem der Dachzunge zu erwähnen. Während nämlich im medialen Teil die Kerne genau gleich gelagert sind, wie Fig. 21 es zeigt, erhebt sich im lateralen Teil die basale Kernreihe ungefähr bis zur halben Höhe des Epithels und wird gleichzeitig weniger regelmäßig. Welche Funktion dieses Epithel zu versehen hat, ist mir nicht klar geworden, aus seiner Lage scheint mir aber hervorzugehen, daß es empfindlich ist und daher an besonders geschützten Stellen angebracht wurde; denn sowohl an der oberen als an der unteren Zunge ist es durch eine besondere Falte bedeckt und geschützt. Ob es aber ein Sinnes- oder ein secernierendes oder ein

anderes Epithel ist, darüber ließ sich nichts feststellen. Betrachten wir nun noch Fig. 24, die ebenfalls einen Querschnitt des Oesophagus darstellt. Der Schnitt ist aber so weit hinten geführt, daß die „languettes" davon nicht mehr getroffen sind. Dafür sehen wir von den Wandungen her Falten ins Lumen vorspringen. Diese Falten beginnen gleich hinter den „languettes" und zwar ragen 2 von der Decke und 2 vom Boden des Oesophagus vor. Anfänglich laufen aber die beiden oberen in einem Ansatzpunkte zusammen, weiter hinten entspringen sie getrennt. Mit den vom Boden her sich erhebenden Falten ist es umgekehrt. Sie erheben sich anfänglich getrennt, vereinigen sich weiter hinten. Amaudrut beschreibt für Fissurella concinna überhaupt nur eine untere Falte. Wie bei allen Prosobranchiern findet auch bei Parmophorus eine Torsion des Oesophagus um 180° nach links statt, so daß die Falten, die anfänglich oben waren, schließlich nach unten zu liegen kommen und umgekehrt. In Fig. 24 ist diese Drehung erst halb ausgeführt. Falte I war weiter vorn links oben, II rechts oben. Die beiden unteren Falten III und IV haben sich vereinigt, es läßt sich aber immer noch erkennen, daß 2 Falten vorliegen, und zwar an der Art des Epithels. Dieses ist nämlich an bestimmten Stellen auf den Falten nicht so, wie es sonst den Oesophagus auskleidet, sondern entspricht ganz demjenigen, das im dünnen Vorderdarm zu finden ist. Jede Oesophagealfalte trägt dieses Epithel auf den sekundären Faltungen der einen Seite, und zwar auf der anfänglich medialen Seite, mit anderen Worten, die oberen Falten sind auf der Seite damit ausgestattet, die sie einander zukehren, ebenso die unteren. In Fig. 24 sind diese Stellen durch Doppelkonturen mit Querstrichelung angedeutet. Während die Falten im blinden Ende des Oesophagus ihr Ende finden, geht von der linken Seite des letzteren der dünne Vorderdarm weiter. Er ist ausgezeichnet durch eine Anzahl von Längsfalten (Fig. 27), doch ist es nicht so, daß jede Falte den Vorderdarm vom Oesophagus bis zum Magen durchzieht. Einzelne verlieren sich auf diesem Verlauf, andere beginnen neu. In den Magen mündet der Vorderdarm mit einer Papille, auf der die einzelnen Falten sich besonders ausprägen. Seine Muskulatur ist durcheinander geflochtene Ring- und Längsmuskulatur.

Der Magen ist eine bedeutende Erweiterung des Verdauungstractus. Nach Form und Lage wurde er beschrieben. Er nimmt die Ausführgänge der Leber auf. Letztere ist eine Drüse, die in 2 Lappen zerfällt, doch sind sie nicht völlig voneinander getrennt,

sondern in der Nähe der Einmündungsstelle in den Magen verwachsen. Die ganze Drüse ist von tubulösem Aufbau, zwischen den einzelnen Tubuli sind unbedeutende Spalträume, die eine Cirkulation des Blutes gestatten, stellenweise sieht man in ihnen auch ein wenig Bindegewebe. Die Zellen eines Tubulus sind verschieden hoch und geben zweierlei Bilder. Die einen färben sich nur schwach rosarot bis violett, die Zellgrenzen sind bei ihnen fast ganz verschwunden, und das Protoplasma erscheint gekörnt. An der freien Oberfläche der noch gut erhaltenen Zellen sieht man eine konische Erhebung. Der Kern ist rund und basalständig (Fig. 25). Die zweite Zellart färbt sich mit Hämalaun und Hämatoxylin sehr dunkel und zeigt gewöhnlich basalwärts eine Verbreiterung, was mit ihrer Lage zusammenhängen dürfte. Die Kerne sind ebenfalls rund und basalständig, das Protoplasma läßt mit den von mir gewöhnlich gebrauchten Vergrößerungen keine Struktur erkennen. Die Zellen dieser Art sind weniger häufig als die zuerst beschriebenen und liegen immer zu mehreren nebeneinander. Nach meinen Präparaten scheint es, als ob sie bestimmte Stellen bevorzugen. Auf Schnitten sieht man nämlich die Tubuli selten kreisrund, meist in einer Richtung zusammengedrückt oder auch verästelt. Die dunkel gefärbten Drüsenzellen liegen nun sehr häufig an den Stellen stärkster Konvexität nach außen, und damit wird es zusammenhängen, daß sie sich gegen das Drüsenlumen hin verschmälern müssen, es ist eine einfache Platzfrage. Wenn man annimmt, daß die dunklen Zellen sekretleer, die anderen gefüllt sind, so kann man das häufigere Vorkommen der ersten an den genannten Stellen vielleicht dadurch erklären, daß bei allseitigem Druck auf einen Tubulus da am ehesten ein Nachgeben möglich ist, wo die Zellen nicht prall gefüllt sind, und daß diese leeren Zellen daher so oft an die stärksten Konvexitäten gelangen. Die Ausführungsgänge der Leber, die das Sekret aus allen Teilen der Drüse sammeln, münden mit 3 Oeffnungen in den Magen, wie schon Fischer (26) es für Emarginula ausgesprochen hat. Sie sind mit hohem, cylindrischem Epithel ausgekleidet, das von einer Cuticula bedeckt ist. Ueber dieser erkennt man an einigen Stellen einen breiten Saum mit Streifung, den ich um so eher für eine Bewimperung halte, als Boutan an diesem Epithel Wimpern beschreibt. Größtenteils ist die Bewimperung aber zerstört oder doch ganz verdeckt durch den Inhalt der Kanäle. Dieser besteht nicht allein aus Lebersekret, sondern man kann deutlich erkennen, daß Mageninhalt durch

Digitized by Google

die weiten Lebermündungen in die Leber eintritt, und es ist daher möglich, daß ihr eine resorbierende Thätigkeit zugeschrieben werden muß, wie es für Helix nachgewiesen ist (8). Am Magen haben wir zwei Abteilungen zu unterscheiden, deren Begrenzung durch das Relief der Innenfläche gegeben ist. Fig. 26 zeigt einen Magen von Parmophorus, der der Länge nach aufgeschnitten ist. Der Schnitt ist etwas rechts von der Mittellinie geführt. Bei *Pa* sieht man zunächst die Papille, auf der der Vorderdarm mündet. Durch die Längsfalten des Darmes kommt die strahlige Zeichnung zustande. Rechts und links der Papille liegt je eine der großen Lebermündungen (*a* und *b*), die dritte (*c*) findet sich bedeutend weiter rechts. Hinter der Papille ist eine Vertiefung gezeichnet, die dem Blindsack anderer Diotocardier entspricht, bei denen er, wie z. B. bei Haliotis, spiralig aufgewunden ist. Hier erscheint er nur als eine, allerdings noch deutliche Einsenkung. Eine weitere, halbkugelige Vertiefung ist bei *d* angegeben. Von den Lebermündungen *a* und *b* führen 2 Längsfalten f_1 und f_2 nach vorn. Eine dritte, kleine Längsfalte f_3 erhebt sich im vordersten Teil zwischen ihnen. Wo diese Falten ein Ende nehmen, stoßen sie mit einer nach rechts führenden Querfalte f_4 zusammen, die den Magen gegen den Mitteldarm abgrenzt. Zwei weitere Querfalten, von denen die hintere die größere ist, ziehen vor der Lebermündung *c* ebenfalls nach rechts hin. Was hinter diesen 2 Falten f_5 und f_6 liegt, ebenso das Gebiet hinter der Vertiefung *d* gehört nun zum secernierenden Magenteil. Er ist durch eine mächtige Cuticularbildung ausgezeichnet, die so stark ist, daß sie sich mit Hilfe einer Pincette leicht als ein durchscheinendes Säckchen aus dem Magen herausnehmen läßt, da sie mit dem Epithel nicht mehr zusammenhängt. Auch auf Schnitten ist sie überall von den Zellen abgehoben. Sie bedeckt aber nicht den ganzen hintersten Abschnitt, sondern läßt eine bestimmte Zone frei. In diese Zone fallen Vorderdarmmündung und die beiden ihr zunächst liegenden Lebermündungen (*a*, *b*). Von hier erstreckt sie sich wenig weit nach hinten und zwischen den beiden Längsfalten durch den ganzen Abschnitt nach vorn. Da, wo die dritte Lebermündung sich findet, hat die Cuticula ein großes Loch. Die Zellen, von denen die Cuticula gebildet wird, sind cylindrisch (Fig. 28), aber nicht überall gleich hoch. Mancherorts enthalten sie gelbe Einschlüsse, die ich für Sekrettropfen halte. Ueber die Bedeutung der Cuticula kann ich keinen sicheren Aufschluß geben. Die nächstliegende Annahme bei einer Cuticula ist wohl die, daß sie die unterliegenden

Zellen schützen müsse. — Der Annahme, daß gerade in jenem Teil besonders kräftige Bewegungen ausgeführt werden, um die Nahrung möglichst mit dem Lebersekret zu vermischen, steht aber die Schwierigkeit entgegen, daß die gesamte Muskulatur des Magens sehr wenig stark ist und aus diesem Grunde glaube ich auch kaum annehmen zu dürfen, daß die Cuticula als resistenteres Gebilde bei einer Zerreibung der Nahrung eine Rolle spiele. Diejenigen Stellen des hinteren Magenabschnittes, die keine Cuticula absondern, sind von Flimmerepithel bedeckt, das sich durch die ganze Rinne zwischen den beiden Längsfalten fortsetzt. Magendrüschen, wie sie sich bei Fissurella finden, konnte ich keine wahrnehmen. Am vorderen Magenabschnitt ist auch zweierlei Epithel zu unterscheiden. Das Flimmerepithel zwischen den Längsfalten wurde erwähnt. Es wird hauptsächlich zur Weiterbeförderung der Nahrung dienen. Außerhalb der Längsfalten tragen die Zellen einen sehr gleichmäßigen Saum von Gebilden (Fig. 29), die ich für identisch halte mit dem Stäbchenbesatz, wie ihn Haller bei Cemorien für diesen Magenabschnitt beschrieben hat. Es wäre dies dann das resorbierende Epithel. Von der Falte f_4 nach vorn gehört schon alles zum Mitteldarm. Er ist in seiner ersten Partie in Querfalten gelegt und trägt auf seinem ganzen Verlauf ein Wimperepithel ähnlich dem, das sich in der Wimperrinne des Magens findet. Es erübrigt noch, einige Worte darüber zu sagen, wie die beiden großen Längsfalten des Magens aufgebaut sind. Aeußerlich am Magen sind sie gar nicht sichtbar, die Muskulatur zieht ohne Einsenkung über sie weg. Es muß daher zwischen Muskulatur und Epithel eine bedeutende Menge von Bindegewebe eingelagert sein. Die Muskulatur des Magens ist schwach und in der Hauptsache längsgerichtet. Ebenso trifft man am Mitteldarm nur spärliche Muskulatur. Der Enddarm ist bemerkenswert, weil er wie bei Fissurella etc. eine Afterdrüse besitzt. Pelseneer (60) beschreibt sie als „in der Muskulatur des Rectum gelegen, rechts und ventral desselben. Ihr Beginn oder blindes Ende findet sich hinter der Herzkammer, die die Drüse mit dem Rectum durchbohrt. Sie ist einfach und tubulös, das Epithelium ist flach, nur im Niveau der Kerne verdickt.“ Auf meinen Präparaten sehe ich sie erst etwas links von der Medianlinie, unter dem Darme, dann tritt sie auf der Ventralseite desselben nach rechts hinüber, hierauf auf der rechten Seite nach oben, bis ihre Mündung ganz dorsal in den letzten Teil des Enddarmes sich öffnet. Ich kann aber

nicht auf ihrem ganzen Verlauf ein Lumen erkennen, auch finde ich das Epithel nicht überall ganz regelmäßig, vielmehr scheint es mir an einigen Stellen durch Bindegewebe zersprengt, das dann auch ins Lumen eindringt und es obliteriert.

Urogenitalsystem. Die Verhältnisse des Urogenitalsystems bilden den Gegenstand einer der meistumstrittenen Fragen im Gebiete der primitiven Mollusken, und die verschiedenartigsten Behauptungen stehen einander gegenüber. Erst in neuester Zeit beginnen die Resultate sich sicherer zu gestalten. Was Emarginula betrifft, zu deren nächster Verwandtschaft Parmophorus intermedius in diesen Verhältnissen doch zu gehören scheint, so liegen nur wenige Mitteilungen vor. Im Jahre 1892 behauptete v. Erlanger (24) sowohl für Fissurella als auch für Emarginula und Puncturella, daß sie paarige Nieren besitzen, daß aber die linke in Rückbildung begriffen sei. Weder die linke noch die rechte Niere sollten mit dem Pericard in offener Verbindung stehen. Die Gonade ließ er in die rechte Niere münden. Weitere Angaben machte Pelseneer (58) 1896, und zwar fand er für Emarginula wie v. Erlanger, daß die linke Niere rudimentär sei und keine Pericardverbindung besitze. Der großen rechten Niere schrieb er einen Renopericardialgang zu und ließ die Gonade in diesen münden. In seiner neuesten Arbeit (60) nun hält Pelseneer seine früheren Angaben über die linke Niere aufrecht, für die rechte Niere und die Gonade lauten seine Angaben aber folgendermaßen: „Si on le suit (le conduit génital) on voit qu'il arrive dans le rein droit, où il se continue assez longuement sur le plancher de la chambre urinaire, pour déboucher finalement non loin de l'orifice extérieur de celui-ci. Mais peu après son origine on voit ce conduit présenter un large orifice cilié, menant dans le péricarde. De sorte qu'il semble que le rein communique avec le péricarde par le conduit génital. Evidemment les relations morphologiques sont inverses, c'est à dire que la glande génitale communique avec le rein par l'intermédiaire du canal réno-péricardique. . . . Toutefois le canal rénopéricardique est physiologiquement modifié sur son parcours terminal, par suite de son rôle accessoire du conduit génital." So viel findet sich über Emarginula angegeben. Aber sowohl v. Erlanger als Pelseneer haben jeweilen für Emarginula und Fissurella übereinstimmende Resultate gefunden, und da allgemein Emarginula in nahe Verwandtschaft zu Fissurella gebracht wird, dürfte es gerechtfertigt sein, auch die über Fissurella veröffentlichten Beobachtungen zu berücksich-

tigen. Nach den Forschungen von v. Jhering (41) existiert keine Pericardverbindung, und die Gonade mündet in die rechte Niere. Für Boutan (12) fehlt die linke Niere, die rechte ist ohne Pericardialtrichter und die Gonade mündet gemeinsam mit der rechten Niere in die Mantelhöhle. Nach Haller's ersten Angaben (35) führt ein Nierentrichtergang in Form eines Matrosentabakspfeifchens in den Nierengang, und die Gonade mündet ganz getrennt von der Niere. Perrier (61) findet 2 Nieren, die linke rudimentär. Die Verbindung von rechter Niere und Pericard mündet in die Nierenpapille, die Gonade in den Nierensack. Die Ansicht v. Erlanger's wurde mitgeteilt. Haller (35) beschreibt in einer späteren Arbeit die linke Niere wieder als rudimentär. Ein Nierentrichter mündet bald hinter der Nierenpapille in die rechte Niere und nimmt bei den einen Formen gar keine, bei anderen einige wenige, bei wieder anderen mehr Nierenacini auf. Die Gonade mündet bei den einen Formen sehr weit hinten in die rechte Niere, bei anderen in deren Papille. Auf die Arbeit Haller's folgen die schon genannten Publikationen Pelseneer's.

So viel geht sicher aus der Litteratur hervor, daß die linke Niere von Emarginula und Fissurella in Rückbildung ist und mit dem Pericard nicht mehr in Verbindung steht. Bei den von mir untersuchten Formen bildet sie ein kleines Säckchen mit einer Oeffnung links vom Enddarm. Viel größer und wohl allein funktionierend ist die rechte Niere. In ihrem Hauptteil bildet sie einen Sack, der vorn über dem Oesophagus liegt und sich zu beiden Seiten desselben etwas senkt. Nach hinten zieht sich der eine Teil dieses Sackes immer mehr in die Tiefe, umfaßt die hintere Partie des Oesophagus vollständig, ebenso den Vorderdarm, und breitet sich unter dem Magen aus, und während die eine seiner Wandungen sich an die Fußmuskulatur anlegt, bedeckt die andere von unten her die Oberfläche von Leber und Keimdrüse. Neben dieser einen Partie der rechten Niere, die sich nach unten zieht, haben wir noch eine andere zu berücksichtigen, die sich zwischen Magen und Rückenhaut eindrängt, und zwar hauptsächlich auf der rechten Seite. Es ist dies derjenige Teil, der nach Abheben der Rückenhaut (Fig. 2) sichtbar wird. Schon die unregelmäßige Begrenzung dieses Nierenstückes läßt vermuten, daß sein Bau nicht mehr der eines einfachen Sackes ist. In der That erkennt man auch auf Querschnitten, daß das Lumen durch mannigfache Scheidewände in einzelne Teile getrennt wird und auf Längsschnitten erkennt man noch deutlicher die Struktur einer

tubulösen Drüse. Mit anderen Worten, der weite Nierensack zieht sich in seinem obersten Teile in fingerförmige Fortsätze aus. Zwischen diesen Tubuli hindurch ziehen Mitteldarm und Enddarm. Je 2 Tubuli sind voneinander durch eine dünne Lage von Bindegewebe geschieden, das Lücken für die Cirkulation des Blutes enthält. Der Ausführungsgang der rechten Niere mündet ganz im Hintergrunde der Mantelhöhle auf einer kaum nennenswerten Papille.

Das Epithel der linken, rudimentären Niere besteht aus ganz flachen Zellen mit runden Kernen. In der rechten Niere findet sich ein Epithel, dessen Zellen zwar sehr verschiedene Formen aufweisen, die aber doch alle ein und derselben Art sind und sich immer sofort erkennen lassen an ihrer gelblichen Farbe. Diese rührt von Sekrettropfen her. Daneben sieht man aber auch mehr oder weniger dunkelbraune Konkretionen in den Zellen, die das Nierenepithel noch schärfer charakterisieren. Sie sind nicht in allen Zellen gleich häufig, aber so zahlreich habe ich sie nie gefunden, daß sie den Kern unsichtbar gemacht hätten. Dieser ist immer deutlich nahe der Basis der Zelle zu erkennen. Nach Perrier (61) sind die Konkretionen eine Folge übermäßiger Ansammlung der zu secernierenden Stoffe in der Zelle. Da aber nur flüssige Körper aus der Zelle ins Nierenlumen befördert werden, müssen sie sich wieder auflösen. Sie können sich in allen Teilen der Niere finden, brauchen aber nicht überall gleichzeitig vorhanden zu sein. Durch diese Einschlüsse sind also die Nierenzellen immer wohl charakterisiert, so verschieden auch ihre Gestalt sein mag, die sich offenbar nach dem Sekretionszustande oder nach der Sekretionsintensität ändert. Ganz flache Zellen mit in die Breite gezogenem Kern liegen z. B. an vielen Stellen des Nierensackes zwischen Körpermuskulatur und Gonade, der Fußmuskulatur anliegend kann man aber auch Zellen sehen, die gegen das Lumen vorgewölbt sind, an manchen Stellen übertrifft sogar die Höhe der Zellen ihre Breite um das Mehrfache. Die Zellform kann dann ganz unregelmäßig werden und ein Bild erzeugen, als ob ein oder mehrere Tropfen von der Spitze der Zelle in den Nierensack hängen. Zwischen den extremsten der beschriebenen Formen sind alle Uebergänge nachweisbar. An wohl konserviertem oder frischem Material sollen die Nierenzellen Wimpern tragen, doch konnte ich keine wahrnehmen.

Was die Beziehungen von rechter Niere, Pericard und Gonade betrifft, so sollen sie zunächst an 3 Querschnitten erläutert werden. Fig. 30 stellt den hintersten derselben dar, es ist der

rechte, obere Teil des Eingeweidesackes. *M* ist die Muskulatur der rechten Körperwand. An diese stößt die Gonade *G* mit ihrem obersten Teil, auf dem größten Teil ihrer Ausdehnung ist sie aber durch den Nierensack *N* von ihr abgedrängt. Die Geschlechtsprodukte, wenn sie sich vom Keimepithel abgelöst haben, befinden sich in der Gonadenhöhle *Gh*, die mit einem ähnlichen flachen Epithel ausgekleidet ist wie das Pericard, und die als Abkömmling der sekundären Leibeshöhle aufzufassen ist. Aus dieser Gonadenhöhle führt ein Gang, also der Geschlechtsgang *GG*, nach links und nach oben. Es ist aber nicht die Stelle getroffen, an der die Kommunikation von Gonadenhöhle und Geschlechtsgang am weitesten ist, diese liegt noch etwas weiter hinten. Auf Fig. 30 schiebt sich schon die Scheidewand *S* vor, die weiter vorn die Gonade wieder ganz abschließt. Sie besteht aus Muskulatur, Bindegewebe und einigen ganz engen Nierentubuli. Bei männlichen und weiblichen Exemplaren von Parmophorus intermedius sind die Verhältnisse genau dieselben. Die gleiche Figur giebt uns auch noch Aufschluß über die Verbindung von Niere und Pericard. Vom Pericard *P* sieht man dicht unter der Rückenhaut den hintersten rechten Teil, und im Pericard sieht man ein Ende des rechten Vorhofes *Vh*, kenntlich an den vielen Kernen, die der Pericardialdrüse angehören. Nach rechts öffnet sich das Pericard in den Trichtergang (*VRP*), der schräg nach rechts-unten zieht. Zwischen Trichtergang und Gonadengang liegt ein Teil der rechten Niere. Das Nierenepithel ist überall durch doppelte Konturen und Querstrichelung angegeben, auf gleiche Weise sind Trichtergang und ein Teil des Geschlechtsganges gezeichnet; die Gründe dafür sind weiter unten auseinandergesetzt.

Wir gehen nun zur Betrachtung eines zweiten, weiter vorn geführten Schnittes (Fig. 31) über. Die Vergrößerung ist hier stärker. Von der Gonade und Gonadenhöhle *G* und *Gh* ist nur der oberste Teil sichtbar. Man sieht aber, daß sie hier vollständig losgetrennt ist vom Geschlechtsgang *GG*. Dieser liegt etwas höher, zieht von links nach rechts oben und zeichnet sich vor den Hohlräumen der Niere *N*, die auf dem Schnitt getroffen sind, dadurch aus, daß er von einer starken Muskulatur begleitet wird, die ihm auf der Unterseite anliegt. Was von Muskulatur über ihm liegt, gehört zum Schalenmuskel. Vom Pericard *P* ist auch auf diesem Schnitte ein Teil zu sehen, und wieder erkennt man in ihm ein Stück des rechten Vorhofes, der sich nach rechts in ein Blutgefäß öffnet. Der Renopericardialgang *RP* ist nur

durch ein kleines Stück repräsentiert, das sich in den Geschlechtsgang öffnet. Alle übrigen Lumina *N* gehören der Niere an.

Der dritte Querschnitt, Fig. 32, wieder etwas weiter nach vorn gelegen, ist bei gleicher Vergrößerung gezeichnet wie der zweite. Die Gonade fällt nicht mehr in die Bildfläche, hingegen ist der Geschlechtsgang auf eine weite Strecke seiner Länge getroffen. Einerseits ist er kenntlich durch seine Muskulatur, andererseits durch die Längsfalten, zu denen sich sein Epithel erhebt. Auf dem Schnitte sind sie alle schief getroffen. Es ist ein Teil der Mantelhöhle *Mh*, ferner das Pericard mit Vorhof zu sehen. Was aber von besonderer Wichtigkeit ist, das sind die Lumina der Niere *N*, denn zwischen einem solchen Lumen und dem Geschlechtsgang ist eine offene Verbindung * vorhanden. Daß diese Oeffnung nicht durch eine Zerreißung vorgetäuscht werde, ergiebt sich einerseits daraus, daß das Epithel überall geschlossen und unverletzt ist, ferner daraus, daß Spermatozoen in ununterbrochenem Zuge aus dem Geschlechtsgang durch diese Oeffnung in die Niere treten und endlich aus der Thatsache, daß die Oeffnung in ähnlicher Form auf einer ganzen Anzahl von Schnitten zu sehen ist. Noch auf etwas weiteres muß hingewiesen werden. Man findet nämlich gelegentlich in den verschiedensten Teilen der Niere Geschlechtsprodukte. Bei einem männlichen Tiere enthalten Geschlechtsgang und Nierenausführungsgang, wo sie nebeneinander verlaufen, fast gleich viel Spermatozoen, und letztere sind auch in dem Teile des Nierensackes zu finden, der die hintere Partie des Oesophagus umfaßt. Leider hatte ich nur ein gut konserviertes weibliches Tier zur Verfügung, und an der Stelle, wo beim Männchen die Nierenkommunikation des Geschlechtsganges liegt, sind die Schnitte etwas zerrissen. Eine direkte Beobachtung der Verbindung liegt also nicht vor. Hingegen wird ihre Existenz doch sehr wahrscheinlich gemacht durch das Vorkommen von Eiern in der Niere. Ich habe mehrere beobachtet, eines derselben liegt z. B. im hinteren Teil des Nierensackes, da, wo er sich von unten her zwischen Leber und Muskulatur der linken Körperwand einschiebt. Anzunehmen, daß diese Eier durch den Geschlechtsgang bis zu seiner Einmündung in den Nierenausführungsgang gelangt seien, von da dann wieder durch den letzteren zurück, scheint mir sehr unwahrscheinlich, und ich nehme daher auch bei weiblichen Tieren diese Oeffnung des Geschlechtsganges in die Niere an. Freilich habe ich bei einem weiteren männlichen Exemplar kein Spermatozoon außerhalb des

Digitized by Google

Geschlechtsganges getroffen, und es war mir auch unmöglich, die Oeffnung des Geschlechtsganges in die Niere zu finden, und so wäre die Möglichkeit gegeben, daß diese Oeffnung nicht konstant ist. Darüber können nur weitere Beobachtungen, die sich über eine größere Individuenzahl erstrecken, Aufschluß geben.

Verfolgt man den Geschlechtsgang auf den Schnitten, die weiter vorn geführt sind, so sieht man ihn durch die Niere ziehen, sich neben den Nierenausführungsgang begeben und endlich nahe dessen äußerer Oeffnung sich mit ihm vereinigen. Immer lassen ihn die nach vorn sich vergrößernden Längsfalten leicht erkennen.

Betrachten wir nun die Epithelauskleidung von Geschlechtsgang und Pericardialtrichter. Eine Strecke weit setzt sich das flache Epithel, das die Gonadenhöhle auskleidet, in den Geschlechtsgang fort, wird dann aber ganz unvermittelt von Zellen abgelöst, die das Characteristicum besitzen, welches die Zellen der rechten Niere auszeichnet. Es sind Zellen mit der gelblichen Färbung und den dunkelbraunen Konkretionen. An manchen Stellen zeigen sie eine deutliche Grenzlinie, über der sich noch ein heller Fortsatz erhebt. Es scheint mir, daß dieser aus verklebten Cilien besteht, doch lassen sie sich einzeln nirgends erkennen. An anderen Stellen der Präparate fehlen diese Fortsätze ganz. Besonders groß und deutlich finde ich sie um die Kommunikationsstelle von Geschlechtsgang und Pericardialgang, und da auch Pelseneer diese Stelle als von Cilien umstellt beschreibt, glaube ich diese Fortsätze dafür halten zu dürfen. Weiter nach vorn, wo die Längsfalten des Geschlechtsganges sehr hoch werden, trifft man dann deutliche, lange Wimpern, die namentlich in der Tiefe zwischen je 2 Falten gut erhalten sind (Fig. 34). Der Charakter der Epithelzellen ändert sich aber sonst nicht, immer noch erkennt man in ihnen die Konkretionen, die Nierenzellen auszeichnen. Am Pericardialtrichter (Fig 33) findet ebenfalls ein plötzlicher Wechsel des Epithels statt. Die flachen Zellen, die das Pericard auskleiden, stoßen mit den höheren des Renopericardialganges zusammen. Letztere sind mit langen Cilien versehen, die sich freilich auf meinen Präparaten von den Zellen losgelöst haben, aber, mitten im Lumen des Kanales liegend, deutlich zu erkennen sind. Die Zellen, denen sie zugehören, besitzen runde Kerne und zunächst dem Pericard durch Eosin rot gefärbte Zellkörper. In einiger Entfernung vom Trichter erkennt man im Plasma aber schon die gelblichen Tropfen der Nierenzellen und in noch weiterer Distanz davon treten auch die braunen

Konkretionen auf. Wo Pericardialgang und Gonadengang zusammenstoßen, sind sie mit genau gleichem Epithel ausgestattet, so daß eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht gezogen werden kann.

Die Verbindungen zwischen Niere, Pericard und Gonade, die Pelseneer beschrieben hat, konnte ich also alle auch sehen, dazu kommt aber noch eine weitere Oeffnung zwischen Niere und Geschlechtsgang, durch welche die Geschlechtsprodukte in die Niere gelangen können. Diese Oeffnung nun scheint mir eine Schwierigkeit zu bilden für die Auffassung, die Pelseneer ausgesprochen hat, nämlich, daß der Geschlechtsgang von seiner Kommunikation mit dem Pericardialgang an bis zu seiner Verbindung mit dem Nierenausführungsgang ein umgewandelter bezw. mit anderer Funktion betrauter Teil des Renopericardialganges sein soll. Wie könnte dieser Gang dann zu 2 Oeffnungen in die Niere kommen? Das beschränkte Material, das ich untersuchte, schließt freilich die Möglichkeit nicht aus, daß wir es nur mit einer sekundären, zur Zeit der Geschlechtsreife auftretenden Durchbrechung zu thun haben, doch ist diese Annahme wenig wahrscheinlich, da die Weite des Geschlechtsganges vor und hinter dieser Oeffnung nur wenig variiert, also wohl auf ihrer ganzen Ausdehnung die Geschlechtsprodukte fassen könnte. Ich neige daher eher zu der Auffassung hin, daß der ganze Geschlechtsgang, soweit er das hohe, dem der Niere ähnliche Epithel trägt, eine sekundäre Bildung, nämlich eine Umbildung eines Teiles der Niere sei. Dann hätte der Geschlechtsgang auf dieser ganzen Strecke eine einheitliche Entstehung. Man könnte sich den Vorgang so denken, daß die Hauptmasse der Geschlechtsprodukte erst durch eine Rinne durch die Niere geleitet wurde, daß diese Rinne sich immer weiter schloß und nur noch die einzige Stelle offen ließ, die jetzt Geschlechtsgang und Niere kommunizieren läßt. Natürlich hätte die Rinne sich gerade da bilden müssen, wo der Trichtergang in die Niere mündet. Ich bin mir dessen wohl bewußt, daß ich für alle diese Annahmen kein beweisendes Thatsachenmaterial vorbringen kann; der endgiltige Beweis wäre überhaupt nur durch die Embryologie zu erbringen. Immerhin könnte auch die vergleichende Anatomie einige Aufschlüsse geben. Nun ist von den Patelliden bekannt, daß gar kein Geschlechtsgang vorhanden ist, sondern daß die Gonade zur Zeit der Reife sich einfach in die rechte Niere entleert. Aber die Patelliden werden nicht für direkte Vorfahren der Fissurelliden gehalten, und jedenfalls wäre auf Pleurotomaria

oder Scissurella mehr Gewicht zu legen, doch scheinen mir die bisherigen Angaben noch nicht zu genügen, um mit ihnen eine Annahme stützen zu wollen. Wenn man die Haliotiden zu den Vorfahren der Fissurelliden zählt, so bereiten sie obiger Annahme keine Schwierigkeiten, da bei ihnen noch kein Geschlechtsgang vorhanden ist. Zum Schlusse dieses Abschnittes noch die Bemerkung, daß die Verhältnisse, die Stempell (66) bei Nuculiden beschrieben hat, mit denen der Fissurelliden wohl nichts zu thun haben. Dort gehen schon vom Nierentrichter 2 Gänge aus, einer in den Gonadengang, einer in die Niere, hier haben wir nur einen einzigen Kanal, der mit dem Geschlechtsgang zusammentrifft und erst nach dieser Vereinigung öffnet sich der Geschlechtsgang direkt einmal in die Niere und einmal in deren Ausführungsgang.

Die Gonade enthielt bei allen von mir untersuchten Exemplaren nur einerlei Geschlechtsprodukte, war also immer ausschließlich männlich oder weiblich. In ihren Dimensionen ist sie überaus veränderlich. Wenn sie ihre geringste Größe angenommen hat, liegt sie als langer, schmaler Körper der rechten Leibeswand an, überschreitet hinten die Mittellinie und lagert mit einem kleinen Teil auch in der linken Körperhälfte. Bei einer solchen, auf ihre Minimalgröße reduzierten weiblichen Keimdrüse konnte ich beobachten, daß in der Region, die in der Mittellinie des Körpers lag, keine Eier gebildet wurden, wohl aber links und rechts davon. Natürlich wurden die reifen Geschlechtsprodukte der linken Hälfte aber doch durch die rechte entleert. Bei Tieren, deren Gonade ihre größte Ausdehnung erreicht hat, erstreckt sie sich fast über die ganze Bodenfläche des Eingeweidesackes, nur der vorderste Teil links wird von ihr nicht bedeckt. Sie ist dann durch tiefe Furchen in mehrere Lappen geteilt, doch habe ich die Furchen bei verschiedenen Tieren nicht gleich angeordnet gefunden. Auf Schnitten erkennt man bei weiblichen Tieren, daß die Gonade einen Sack bildet, der von einem flachen Epithel ausgekleidet ist. Um den Sack findet sich eine Hülle von Bindegewebe mit Muskelfasern. Diese Umhüllung erhebt sich von der einen Seite und zwar von der äußeren her in Form von Septen gegen den Hohlraum und schiebt dabei das Epithel vor sich her. An und zwischen diesen Septen entwickeln sich die Geschlechtsprodukte aus dem Epithel. Man sieht große, keulenförmige Zellen, wie Boutan (12) sie für Fissurella abgebildet hat. Auf der den Septen gegenüberliegenden Seiten fehlen sie. Ein Stadium, wie Boutan es ebenfalls für Fissurella beschreibt, wo die keulenförmigen Zellen ver-

schwunden und der ganze Gonadensack mit fertig gebildeten Eiern erfüllt ist, kam mir nicht zu Gesicht.

Schnitte durch die männliche Gonade zeigen ebenfalls die Umhüllung von Bindegewebe, die Muskulatur und ihre Erhebungen gegen die Gonadenhöhle, aber das Epithel ist nicht mehr als solches zu erkennen. Um die Bindegewebsvorsprünge liegen dicht gedrängt große runde Kerne, dann kleinere runde Kerne und fertige Spermatozoen. Letztere haben die Form von kurzen Stäbchen, an denen ich keinen Schwanzfaden oder etwas Aehnliches erkennen kann, das zur Fortbewegung dienen könnte, womit aber keineswegs behauptet werden soll, daß solche Gebilde fehlen. Die großen runden Kerne gehören zweifelsohne den Spermatocyten an, die Genese der Spermatozoen zu verfolgen, würde aber sorgfältiger konserviertes Material und auch jüngere Stadien voraussetzen.

Das Bindegewebe ist nicht überall von gleicher Beschaffenheit, es läßt sich das gewöhnliche vom zellig-blasigen unterscheiden. Ersteres besteht aus reichlich verzweigten Zellen in einer homogenen Grundsubstanz und findet sich typisch ausgebildet z. B. in den Falten des Magens. In der oberen Wandung der Radulascheide tritt es ebenfalls auf, ist aber hier noch von Muskelfasern durchzogen. Wo es als interstitielles Bindegewebe Hohlräume zwischen Organen auszufüllen hat, z. B. zwischen den Nierentubuli oder zwischen einzelnen Leberteilen, namentlich aber in der linken Körperhälfte zwischen Magen und Rückenepithel, treten als weitere Elemente neben den sternförmigen die großen Plasmazellen auf. Sie sind meistens oval und der Kern liegt gewöhnlich nahe einem spitzen Ende. Das Protoplasma färbt sich dunkel. Wo sich im Bindegewebe besondere Bahnen für die Cirkulation des Blutes gebildet haben, pflegen die Plasmazellen sich radial um sie zu stellen (Fig. 35). Das zellig-blasige Bindegewebe besteht aus rundlichen Elementen mit gekörntem Plasma. Es findet sich ausschließlich in der Zunge und von ihm finden sich Uebergänge zum Knorpelgewebe. Dieses entsteht, wenn die Zellen sich vergrößern und im Innern Hohlräume entwickeln.

Résumé. Im allgemeinen konstatiert meine Arbeit für Parmophorus intermedius Reeve dieselben Organisationsverhältnisse, wie sie für die übrigen Fissurelliden schon beschrieben sind. Am Mantelrande sind drei Partien zu unterscheiden, von denen die mittlere pigmentiert ist. Die Organe in der Mantelhöhle liegen

Digitized by Google

ganz symmetrisch. Das Herz mit 2 Vorhöfen, auf denen das Epithel der sekundären Leibeshöhle eine Pericardialdrüse bildet, ist etwas nach rechts gerückt. Nervensystem und Sinnesorgane sind im wesentlichen wie bei Fissurella. In den Munddarm mündet ein Paar Buccaldrüsen mit zweierlei Zellarten. Die eine dieser Zellarten findet sich wieder an der Decke des Munddarmes jederseits zwischen 2 Längsfalten. In der lateralen Längsfalte liegt eine Häufung von vielleicht lymphatischen Zellen. Die Zungenknorpel sind stärker konzentriert als bei Fissurella. Die Radula gehört zur Gruppe der Emarginuliden. An den „languettes triangulaires" des Oesophagus findet sich ein eigenartiges, mehrschichtiges Epithel. Der Magen besteht aus einem secernierenden, und einem resorbierenden Abschnitt. Ersterer bildet eine mächtige Cuticula. In den Enddarm mündet eine Analdrüse. Von den beiden Nieren ist die linke rudimentär und ohne Pericardverbindung. Die rechte wird vom Gonadengang durchzogen, der nahe der Nierenöffnung in den Nierenausführungsgang mündet. Vorher kommuniziert er mit dem Renopericardialgang und wenigstens bei einigen Exemplaren noch durch eine besondere Oeffnung mit der Niere. Gonadengang und Renopericardialgang haben dasselbe Epithel wie die Niere. Die Gonaden sind immer eingeschlechtig. Die sekundäre Leibeshöhle ist auf Pericard und Gonadenhöhle beschränkt.

Litteraturverzeichnis.

1) Amaudrut, A., Etude comp. de la masse buccale chez les Gastéropodes et particulièrement chez les Prosobranches diotocardes. Compt. rend., T. CXXI, p. 1170—1172.
2) — Sur les poches buccales et les poches oesophagiennes des Prosobranches. Compt. rend., T. CXXII, p. 1218—1221.
3) — Structure et mécanisme du bulbe chez les Mollusques. Compt. rend., T. CXXIV, p. 243—245.
4) — La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. Sc. nat., (8) T. VII, 1898.
5) Ballowitz, E., Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
6) Barfurth, Dietrich, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
7) Bernard, Felix, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat., (7) T. IX, 1890.
8) Biedermann, W., und Moritz, P., Ueber die Funktion der Leber der sog. Mollusken. Arch. für die ges. Physiologie, Bd. LXXV.
9) Ducrotay de Blainville, H. M., Manuel de malacologie et de conchyliologie, Paris 1825.
10) Bloch, Isaak, Die embryonale Entwickelung der Radula von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr., Bd. XXX, 1895.
11) Boll, Franz, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. mikr. Anat., Bd. V, Supplement, 1869.
12) Boutan, L., Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. expér., (2) T. III bis.
13) — Contribution à l'étude de la masse nerveuse ventrale et de la collerette de la Fissurelle. Arch. Zool. expér., (2), T. VI, 1888.
13a) — Sur le système nerveux du Parmophorus australis. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. XCVIII, No. 22.
14) Bouvier, E. L., Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat., (7) T. III, 1887.
15) — et Fischer, H., Etude monographique des Pleurotomaires actuels. Arch. Zool. expér., (3) T. VI, 1898.
16) Brock, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1883.

17) Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. III, Lieferung 22—52.
18) Carrière, Justus, Die Sehorgane der Tiere, München und Leipzig 1885.
19) — Ueber Molluskenaugen. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
20) Cunningham, J. T., The renal organs (Nephridia) of Patella. Quart. Journ. of Microsc. Sc., Vol. XXIII, 1883.
21) Cuenot, L., Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2. partie, Invertébrés). Arch. Zool. expér., (2) T. IX, 1891.
22) — Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der Akad. d. Wissensch. Wien, Abtg. III, 102, 1893.
23) Dall, W. H., On the Limpets. Amer. Journ. of Conchol., Vol. VI, 1871.
24) v. Erlanger, R., On the paired nephridia of Prosobranchs. Quart. Journal of Microsc. Sc., Vol. XXXIII, 1892.
25) Fischer, P., Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles, Paris 1887.
26) Fischer, H., Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. Bullet. scient. France et Belg., T. XXIV, 1892.
27) Flemming, P., Ueber Bindesubstanzen und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.
28) Fraisse, Paul, Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
29) Frenzel, Johannes, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. Arch. mikr. Anat., Bd. XXV, 1885.
30) Geddes, On the mechanisme of the Odontophora in certain molluscs. Trans. Zool. Soc. London, Vol. X, Part 11, 1879.
31) Gibson, J. S., Anatomy and physiology of Patella vulgata. Part. 1, Anatomy. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXII, 1887.
32) Goodrich, Edwin S., On the reno-pericardial canals in Patella. Quart. Journal Microsc. Sc., Vol. XLI, 1898.
33) Haller, Bela, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, Leipzig 1894.
34) — Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Morph. Jahrb., Bd. IX, 1884.
35) — Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.
36) — Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. II. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.
37) — Betrachtungen über die Phylogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei Prosobranchiern. Zool. Anz., Bd. XXIII, No. 607.
38) — Erklärung. Zool. Anz., Bd. XXIII, Nr. 612.

Digitized by Google

40) Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
41) v. Jhering, H., Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
42) Knoll, Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. CII, 3. Abt.
43) de Lacaze-Duthiers, H., Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide. Ann. Sc. nat., (4) T. XII.
44) — Otocystes et capsules auditives des Mollusques. Arch. Zool. expér., T. I, 1872.
45) — De la valeur relative de quelques procédés d'investigation en anatomie comparée.
46) Lang, Arnold, Lehrbuch der vergl. Anatomie, III. Abteilung, Jena 1892.
47) Leydig, F., Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden. Arch. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.
48) Loisel, H., Les cartilages linguaux et le tissu cartilagineux chez les Gastéropodes. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, (9) T. V, p. 193—196, 1893.
49) — Les pièces de soutien de la radula chez les Céphalopodes et le tissu cartilagineux des Mollusques. Ibid., p. 244—246.
50) — Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. Anat. Phys. Paris, Année 29, 1893.
51) — Sur l'appareil musculaire de la radula chez le Helix. Journ. Anat. Phys. Paris, Année 28, 1892.
52) Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
53) Pelseneer, Paul, Sur l'œil de quelques Gastropodes. Ann. de la Soc. Belge de Microsc., T. XVI, 1891.
54) — Sur la valeur morphologique de l'épipodium des Gastropodes rhipidoglosses. Compt. rend. de l'Académie des Sc., T. CV, No. 14, et Bull. scient. de France et de Belg., 1887.
55) — Sur l'épipodium des Mollusques. Bull. scient. de France et de Belg., 3. Sér., Année 1, 1888.
56) — Sur l'épipodium des Mollusques (deuxième note). Bull. scient. de France et de Belg., T. XXII, 1890.
57) — Sur l'épipodium des Mollusques (troisième note). Bull. scient. de France et de Belg., T. XXIII, 1891.
58) — Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. Zool. Anz., 1896.
59) — Introduction à l'étude des Mollusques, Bruxelles 1894.
60) — Recherches morphologiques sur les Mollusques archaiques. Bruxelles 1899.
61) Perrier, R., Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat., (7) T. VIII, 1890.
62) Plate, Ludwig, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb., Anatomie, Bd. IX, 1896.

63) Rössler, Richard, Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
64) Semper, Carl, Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. IX, 1858.
65) Spengel, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXXV, 1881.
66) Stempell, Walter, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb., Supplement, Bd. IV.
67) Thiele, J., Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. XV, 1895.
68) — Beiträge zur Kenntnis der Mollusken (Epipodium). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIII, 1892.
69) — Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIX, 1890.
70) — Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXII, 1897.
71) Troschel, F. H., und Thiele, J., Das Gebiß der Schnecken, zur Begründung einer natürlichen Klassifikation, Bd. II, Berlin 1866—1893.
72) Valencienne, Recherches sur la structure du tissu élémentaire des cartilages des Poissons et des Mollusques. Arch. du Musée, T. V, 1851.
73) Wegmann, H., Cont. à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. expér., (2) T. II, 1884.
74) — Notes sur l'organisation de la Patella vulgata. Rec. Zool. suisse, T. IV, 1888.
75) Willcox, M. A., Zur Anatomie von Acmaea fragilis. Jen. Zeitschr., Bd. XXXII, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

A Ausstülpung des Munddarmes unterhalb der Zunge.
aB Ableitender Blutraum der Kieme.
B Falte am Boden des Oesophagus, bildet die „languette triangulaire".
BD Buccaldrüse.
BS Blutsinus.
C Cuticula.
D Darm.
Dr Drüsenepithel zwischen den Längsfalten des Munddarmes, entspricht den Buccaltaschen.
E Epipodium.
EK Kieferbildendes Epithel.
EM Epithel der Mundhöhle.
ER Epitheleinstülpung in das Bindegewebe oberhalb der Radulascheide.
F Fühler.
G Gonade.
GG Gonadenausführungsgang.
Gl Ganglion.
Hp Hypobranchialdrüse.
K Kieme.
Ki Kiefer.
L Leber.
LP Laterale Längsfalte des Munddarmes.
M Muskulatur.
Ma Magen.
MD Mitteldarm.
mE Mehrschichtiges Epithel am Boden des Oesophagus zu beiden Seiten der „languette triangulaire".
Mh Mantelhöhle.
MP Mediale Längsfalte des Munddarmes.
Mq Quergeschnittene Muskulatur der Zunge.
Mt Transversale Muskulatur zwischen den beiden vorderen Radulaknorpeln.
N Niere.
Ne Nerv.

oD Oberer Teil der Dachfalte des Oesophagus, gleich oberer Teil der oberen „languette triangulaire".
Oe Oesophagealtasche.
P Pericard.
R Ringgefäß unter dem Mantelrande.
Rp Renopericardialgang.
SM Schalenmuskel.
uD Unterer Teil der Dachfalte des Oesophagus gleich unterer Teil der oberen „languette triangulaire".
V Ventrikel.
Vh Vorhof des Herzens.
zB Zuführender Blutraum der Kieme.
ZK Zungenknorpel.

Tafel XIII.

Fig. 1. Seitenansicht von Parmophorus intermedius.
Fig. 2. Lage der Eingeweide.
Fig. 3. Seitenansicht. Der Mantelrand ist nach oben geschlagen.
Fig. 4. Zellen der Hypobranchialdrüse. Leitz, Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 5. Querschnitt durch den Mantelrand.
Fig. 6. Epithel bei *x* Fig. 5. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 7. Schiefer Schnitt durch die Kieme.
Fig. 8. Form der Kiemenblättchen.
Fig. 9. Aeußerster Teil eines Kiemenblättchens. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 10. Querschnitt durch die Wand eines Vorhofes. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 11. Uebersicht über den Verlauf des Darmkanales. *a* Mündung des Vorderdarmes in den Magen.
Fig. 12. Ende der rechten Seitentasche der Mundhöhle. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 13. Bildungsstelle des Kiefers. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 14. Rechter Radulaknorpel. a von oben, b von rechts.
Fig. 15. Zähne der Radula.
Fig. 16. Querschnitt der Radulascheide in ihrem hinteren Teil Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 17. Querschnitt durch den Munddarm.

Tafel XIV.

Fig. 18. Epithel der Buccaldrüse. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 19. Drüsenepithel Fig. 17 *Dr*. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 20. Epithel des Oesophagus. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 21. Querschnitt durch den vorderen Teil des Oesophagus.
Fig. 22. Vergrößerung von *uD* Fig. 21. Ok. 1, Obj. 7.
Fig. 23. Vergrößerung von *oD* Fig. 21.

Fig. 24. Querschnitt durch den mittleren Teil des Oesophagus. *I* Falte, die im vorderen Teil oben links, *II* Falte, die oben rechts beginnt, *III* und *IV* anfänglich untere Falten.

Fig. 25. Leberzellen. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 26. Magen, rechts von der Mittellinie aufgeschnitten. *Pa* Papille, auf der der Vorderdarm mündet, f_1—f_6 Falten, *a*, *b* und *c* Lebermündungen, *d* und d_1 Einsenkungen.

Fig. 27. Querschnitt des dünnen Vorderdarmes.

Fig. 28. Magenepithel, das die Cuticula *C* absondert. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 29. Resorbierendes Magenepithel. Ok. 1, Obj. 7.

Tafel XV.

Fig. 30. Querschnitt durch den rechten oberen Teil des Eingeweidesackes, auf der Höhe des Renopericardialtrichters.

Fig. 31. Schnitt, weiter vorn als voriger. Kommunikation zwischen Renopericardialgang und Gonadengang.

Fig. 32. Schnitt weiter vorn als voriger. Oeffnung des Geschlechtsganges in die Niere.

Fig. 33. Renopericardialverbindung.

Fig. 34. Geschlechtsgang kurz vor seiner Mündung in den Nierenausführungsgang. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 35. Bindegewebe mit Plasmazellen. Ok. 1, Obj. 7.

Digitized by Google

Ueber Chromatindiminution bei Nematoden.

Von

Kristine Bonnevie,

Konservator an der Universität Kristiania.

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Tafel XVI u. XVII.

Boveri hat durch seine grundlegenden Untersuchungen der Entwickelung von Ascaris megalocephala gezeigt, wie hier schon von den ersten Furchungsstadien an eine Differenzierung der Zellen stattfindet, indem „die Kernkonstitution des befruchteten Eies sich nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf die eine u. s. w. forterbt, wogegen in der jeweiligen Schwester dieser ‚Stammzelle' das Chromatin zum Teil degeneriert, zum Teil umgeformt wird, so daß alle ihre Nachkommen reduzierte Kerne erhalten". — Dies führt zu einer Trennung der Urgeschlechtszellen mit ursprünglichem Kernzustand auf der einen Seite, von den somatischen Zellen mit reduzierten Kernen auf der anderen. Die Diminution des Chromatins geschieht typischerweise in jeder somatischen Urzelle, wenn diese sich zur nächsten Teilung vorbereitet, und zwar in der Weise, daß von jedem Chromosoma die beiden Endstücke abgestoßen und vom Protoplasma resorbiert werden, während die mittleren Teile nach einem Zerfall in kleine Stäbchen zur Bildung der beiden Tochterkerne verwendet werden.

Später hat Meyer (5) eine Reihe anderer Nematodenarten auf ihre Kernverhältnisse untersucht und bei 3 von diesen, Ascaris lumbricoides, A. rubricunda und A. labiata, konnte er nachweisen, daß ein Diminutionsprozeß, ähnlich wie bei A. megalocephala, stattfindet.

Da er aber an dem ihm zur Verfügung stehenden Material die feineren Vorgänge dieses Prozesses nicht beobachten konnte,

habe ich — nach dem Vorschlag von Herrn Professor Boveri — eine ähnliche Untersuchung wiederholt. Ich habe zu diesem Zwecke 3 Nematodenarten: Ascaris lumbricoides, Strongylus paradoxus und Rhabdonema nigrovenosa, untersucht; und während ich bei der ersten Art eine Diminution des Chromatins konstatieren und durch alle Stadien verfolgen konnte, war bei den beiden anderen Arten keine solche zu sehen, obgleich auch hier alle betreffenden Stadien in gut konserviertem Zustande vorhanden waren.

Taf. XVIII zeigt diejenigen Entwickelungsstadien von Strongylus paradoxus (Fig. 15—18) und Rhabdonema nigrovenosa (Fig. 19—21), wo eine Abstoßung von Chromatin zu erwarten wäre — und ich beschränke mich in Betreff dieser Arten darauf, auf die Figurenerklärung hinzuweisen, während die Verhältnisse bei Ascaris lumbricoides eine nähere Erörterung erfordern.

Ascaris lumbricoides.

Eine große Schwierigkeit bei jeder Untersuchung der Eier von A. lumbricoides bildet das Herstellen von gut konserviertem Material. Die Eischalen sind nämlich hier, wie bei A. megalocephala, in hohem Grade widerstandsfähig, und die befruchteten Eier entwickeln sich in vielen Konservierungsflüssigkeiten ebenso rasch und gleichmäßig, als wenn man sie in Wasser oder in einer feuchten Kammer züchtet. In Pikrin-Essigsäure habe ich z. B. nach mehr als 2 Monaten die Eiröhren mit voll entwickelten, noch lebenden Embryonen gefüllt gefunden. In Perenyi'scher Flüssigkeit ist es mir auch nicht gelungen, die Eier abzutöten, während sie in Alkohol-Essigsäure (Alk. 70-proz. 95 Teile + Eisessig 5 Teile) stets nach Verlauf von 6—8 Tagen gestorben waren, und zwar auf einem Stadium gerade vor der ersten Teilung. Es zeigte sich nämlich, daß die Eier von A. lumbricoides, wie sie vom Muttertier entleert werden, bei Zimmertemperatur 6—8 Tage brauchen, ehe die erste Furche auftritt, während man die Eier von A. megalocephala schon am nächsten Tage in Zweiteilung antrifft.

Will man also bei A. lumbricoides Furchungsstadien konserviert erhalten, so muß man die Eier verschieden lange züchten, ehe man sie in Alkohol-Essigsäure bringt. Dies kann sowohl in der feuchten Kammer als auch in gewissen Konservierungsflüssigkeiten, wie z. B. Perenyi'schen Flüssigkeit geschehen. Auch hiermit hat man es nicht absolut in der Hand, das Absterben auf einem ganz bestimmten Furchungsstadium zu erreichen, und es

ist eben nötig, viel Material zu verarbeiten, was ja bei der Häufigkeit des Wurmes keine Schwierigkeiten macht. Um die für die Diminution in Betracht kommenden Stadien zu erhalten, empfiehlt es sich, die Eier von 8—20 Tagen zu züchten, ehe man sie in Alkohol-Essigsäure einlegt.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an ganzen Eiern vorgenommen, die in Boraxkarmin oder DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt waren. Um den stark färbbaren und deshalb bei der Betrachtung ganzer Eier sehr störenden äußeren Ueberzug der Schale zu beseitigen, wurden die Eier, bevor sie in Alkohol-Essigsäure kamen, einen Tag in warme Pepsinlösung gebracht. Der Ueberzug verschwindet hier vollständig.

Zur Kontrolle meiner Befunde an Nelkenölpräparaten, und um die feineren Vorgänge im Verhalten der Chromosomen nachzuweisen, wurden auch Schnitte durch ganze Eiröhren gemacht. Auch beim Schneiden bieten die Eischalen großen Widerstand, und das Einbetten muß sehr langsam (2—3 Wochen) vor sich gehen.

Zur Schnittfärbung wurden HEIDENHAIN's Eisenalaun-Hämatoxylin, DELAFIELD's Hämatoxylin und Borax-Karmin benutzt.

Die Entwickelung von A. lumbricoides ist derjenigen von A. megalocephala so ähnlich, daß man ohne weiteres BOVERI's Bezeichnungen der einzelnen Zellen anwenden darf, auch ohne das definitive Schicksal der Embryonalzellen von A. lumbricoides verfolgt zu haben; und indem ich auf BOVERI's Beschreibung (3) hinweise, werde ich mich im folgenden auf eine Besprechung derjenigen Stadien beschränken, die für die Frage der Chromatindiminution von Bedeutung sind, und nur insofern auf andere Stadien eingehen, als sie einen charakteristischen Unterschied zwischen beiden Arten betreffen.

Hinsichtlich der äußeren Vorgänge des Diminutionsprozesses bei A. lumbricoides kann ich nur MEYER's Befunde bestätigen; meine Abbildungen lassen sich Schritt für Schritt mit den seinigen vergleichen. Ich werde daher — ehe ich zu einer Besprechung des Verhaltens der Chromosomen übergehe — nur eine kurze Beschreibung der verschiedenen Stadien vorausschicken, in welchen eine Abstoßung von Chromatin vor sich geht.

Die ersten Teilungen bei A. lumbricoides entsprechen genau denen der A. megalocephala, und man findet auf dem 4-zelligen

Stadium auch hier die so charakteristische T-Form des Keimes, die bald durch Verschiebung der Zellen in eine rhombische übergeht. Die Orientierung ist auch bei beiden Arten genau dieselbe — ein Plan durch die Mitte aller 4 Zellen (s. Fig. 11) bezeichnet die Medianebene des Embryos, und die vom Längsbalken des T verschobene Zelle (P^1) das Hinterende desselben; die 2 Tochterzellen der ersten Ursomazelle (A und B) liegen resp. vorn und dorsalwärts, während die Zelle S^2, die Schwesterzelle von P^2, an der Ventralseite liegt. Die 4 Zellen sind unter sich ungefähr gleich groß; doch zeigt sich oft ein geringer Unterschied zwischen den 2 Abkömmlingen der Stammzelle I. Ordnung, und zwar so, daß die hintere Zelle (P^2) die kleinste, und die ventral gelegene (S^2) die größte Zelle des Embryos bildet.

Wie Meyer gezeigt hat, fängt der Diminutionsprozeß erst auf diesem Stadium an — nicht wie bei A. megalocephala manchmal schon auf dem 2-zelligen — und zeigt sich hier zuerst in den 2 Ektodermzellen (A und B), den Tochterzellen der Ursomazelle I, wenn diese in Begriff sind, in eine neue Teilung einzutreten.

Fig. 2 zeigt in Dorsalansicht ein solches Stadium, wo die vorderste Zelle (A) schon geteilt ist (in a und α), während die dorsal gelegene (B) eben in Teilung begriffen ist. In beiden sieht man winzig kleine Chromatinkörnchen, die von den Chromosomen abgestoßen sind und in die Tochterkerne nicht eingehen. Die 2 anderen Zellen des Embryos (P^2 und S^2) haben noch ruhende Kerne (die ventral gelegene, von den Ektodermzellen verdeckte Zelle S^2 ist auf der Figur nicht eingezeichnet).

Diese Abbildung ist mit Meyer's Fig. 1, Taf. I zu vergleichen, und Boveri's Fig. 10b, Taf. XL, zeigt ein entsprechendes Stadium bei A. megalocephala. Während bei dem letzteren, nach Boveri, keine bestimmte Reihenfolge in den Teilungen der beiden Ektodermzellen zu bemerken ist, teilt sich bei A. lumbricoides als Regel die vordere Zelle zuerst (s. Fig. 2), und nur als seltene Ausnahmefälle habe ich eine Gleichzeitigkeit der Teilung dieser Zellen, wie sie auf Meyer's Fig. 1 abgebildet ist, oder sogar die umgekehrte Reihenfolge gesehen.

Fig. 3 zeigt in linksseitiger Ansicht ein etwas späteres Stadium, wo die Ursomazelle II (S^2) in Teilung mit Chromatinabstoßung begriffen ist, während ihre Schwesterzelle (P^2) schon geteilt ist (P^3 und S^3). — In Fig. 4 ist auch die Teilung der Zelle S^2 vollendet, und man sieht noch in den Tochterzellen außerhalb der neugebildeten Kerne eine Reihe kleinster Chromatinkörnchen.

Bei Meyer findet man (Fig. 2, Taf. I) ein meiner Fig. 3 entsprechendes Stadium. Einen Unterschied zeigen diese Abbildungen nur in betreff der Stammzelle II. Ordnung, die bei Meyer noch keine Vorbereitung zur Teilung zeigt, während bei mir ihre Tochterzellen schon völlig ausgewachsene Kerne haben, ein Verhalten, das, meiner Erfahrung nach, der regelmäßigen Reihenfolge der Zellteilungen entspricht, indem die nach hinten gelegene Stammzelle (P^2) stets vor der ventralen Zelle (S^2) in der Teilung vorauseilt. Bei dieser, wie überhaupt bei jeder Teilung der Stammzelle sind ihre Abkömmlinge ungleich groß und man kann, bis zu einem gewissen Punkte in der Entwickelung des Embryos, nach jedem Teilungsschritte mit größerer Leichtigkeit die kleine, chromatinreiche Stammzelle von den somatischen Zellen unterscheiden, ein Umstand, welcher die Orientierung in hohem Grade erleichtert.

Fig. 5a zeigt, von der Dorsalseite gesehen, ein Stadium von 14 Zellen, wo die Ursomazelle III in Teilung begriffen ist; man findet die abgestoßenen Chromatinkörnchen zwischen den Tochterplatten zerstreut. Wenn man denselben Embryo von der Seite betrachtet (Fig. 5b), sieht man, daß auch hier die Schwesterzelle (Stammzelle III. Ordnung) schon geteilt ist, und ihre Tochterzellen haben völlig ausgewachsene Kerne. Die eine von diesen (P^4) ist sehr klein, während die nach hinten gelegene (S^4) größer ist, und auch in der Dorsalansicht deutlich sichtbar. Die Form des Embryos ist durch diese Teilung sehr charakteristisch geworden, und sie bezeichnet eine Abweichung von der sonst so ähnlichen Entwickelung der A. megalocephala, wo sich diese Stammzelle erst auf einem bedeutend späteren Stadium teilt; so findet man, nach Boveri, bei einem 24-zelligen Embryo von A. megalocephala dieselbe Teilung der Stammzelle vollzogen, die bei A. lumbricoides schon hier auf dem 14-zelligen fertig ist. (Nur ausnahmsweise findet man eine Verzögerung in dieser Teilung, wie sie in Meyer's Fig. 3 abgebildet ist.)

Dieses Vorauseilen der Stammzelle vor den somatischen Zellen findet vielleicht seine Erklärung in ihrer nach jeder Teilung immer abnehmenden Größe und bewirkt eine Veränderung in der Lage der Zellen, die die Vergleichung zwischen den Embryonen von A. megalocephala und A. lumbricoides auf späteren Stadien erschwert.

Fig. 6 zeigt, von der Ventralseite gesehen, einen Embryo, dessen Ursomazelle IV eben geteilt ist. Die Strahlungscentren sieht man in sehr charakteristischer Weise an die Oberfläche der

Digitized by Google

Tochterzellen angelagert; die beiden Kerne sind noch in Bildung, während abgestoßene Chromatinteilchen zwischen denselben gelegen sind.

Fig. 7 zeigt in optischem Längsschnitt ein etwas späteres Stadium (Embryo mit 30 Zellen), in welchem auch die Stammzelle IV. Ordnung geteilt ist, während man in den beiden Abkömmlingen ihrer Schwesterzelle noch einzelne abgestoßene Chromatinkörnchen sieht.

Ueber das weitere Schicksal der 2 kleinen Zellen, die aus der Teilung der Stammzelle P^4 entstanden sind, kann ich nur ein negatives Urteil aussprechen. Ich habe bei einer genauen Beobachtung der späteren Stadien keine weiteren Teilungen derselben konstatieren können, und wahrscheinlich bilden sie direkt die beiden Urgeschlechtszellen des Embryos. Während sie aber noch auf den nächstfolgenden Stadien leicht zu erkennen sind, indem sie sich durch ihre Kleinheit und ihren Chromatinreichtum von allen anderen Zellen deutlich unterscheiden, ist dies später nicht mehr der Fall, sei es aus dem Grunde, daß die somatischen Zellen durch fortgesetzte Teilungen so an Größe abgenommen haben, daß die Stammzellen nicht mehr erkennbar sind, oder daß diese eine spätere Teilung und Verlagerung erlitten haben, die nur durch genaues Studium der Zellengenealogie zu verfolgen wären.

Wie aus den obigen Erörterungen hervorgeht, konnte ich in der Entwickelung von A. lumbricoides mit Sicherheit eine 4mal wiederholte Abstoßung von Chromatinsubstanz nachweisen, und zwar die erste gleichzeitig in den beiden Tochterzellen der Ursomazelle I, die drei letzteren in den Ursomazellen II—IV.

Schwieriger zu beantworten ist die Frage nach den feineren Vorgängen dieses Diminutionsprozesses. Die Chromosomenzahl ist so groß, und die Verhältnisse sind so winzig klein, daß man nur sehr selten die Gelegenheit hat, ein deutliches Bild vom Verhalten der einzelnen Chromosomen zu sehen.

Nur durch Betrachtung sehr zahlreicher Objekte und durch einen Vergleich zwischen den Chromosomen vor und nach der Diminution konnte man daher eine Lösung erwarten auf die Frage vom Ursprung der abgestoßenen Chromatinkörnchen. Von vornherein war an zwei wesentlich verschiedene Möglichkeiten zu denken; die erste wäre, daß eine Anzahl der ursprünglich in jedem Kern vorhandenen Chromosomen bei der Diminutionsteilung

vollständig verloren geht, während die übrigen unverändert in die Tochterkerne aufgenommen würden; oder aber der Diminutionsprozeß könnte hier wie bei A. megalocephala darin bestehen, daß von jedem einzelnen Chromosom Teile abgeworfen würden.

In ersterem Falle würden dann die Kerne nach der Diminution eine reduzierte Anzahl von Chromosomen ursprünglicher Größe enthalten; in letzterem dagegen Chromosomen reduzierter Größe, aber in ursprünglicher Zahl.

Um diese Frage zu entscheiden, habe ich, an Totalpräparaten in Nelkenöl und an Schnittserien der betreffenden Stadien, möglichst viele Aequatorialplatten und in Auflösung begriffene Kerne genau untersucht und so die Form und vor allem die Zahl der Chromosomen in den verschiedenen Zellen festgestellt.

Als Resultat dieser Untersuchungen glaube ich, wie unten näher zu begründen ist, behaupten zu können, daß die Diminution bei A. lumbricoides in derselben Weise vor sich geht, wie bei A. megalocephala, daß also von jedem Chromosom Chromatin abgegeben wird, indem sich die beiden Endstücke der Chromosomen loslösen und nicht in die neuen Kerne eingehen.

In der Richtungsspindel von A. lumbricoides treten, nach Untersuchungen von Carnoy und Boveri, die Chromosomen in einer Anzahl von 24 auf; und dementsprechend habe ich als Mittelzahl aus einer Reihe Zählungen in der ersten Furchungsspindel 48—50 Chromosomen gefunden.

Fig. 9 zeigt die Aequatorialplatte einer solchen Spindel; man sieht hier die Elemente der beiden Vorkerne völlig getrennt, jede Gruppe mit 24 stäbchenförmigen Chromosomen.

Die Teilung derselben geschieht durch Längsspaltung (wie aus Fig. 1 von der Zelle S^1 zu sehen ist), und bei der Auflösung der Kerne am 2-zelligen Stadium des Embryos findet man wieder ganz ähnlich aussehende Stäbchen. (Fig. 10 zeigt einzelne Chromosomen aus einer Aequatorialplatte der Zelle S^1.)

Ein auffallend verändertes Aussehen zeigen die Chromosomen vor denjenigen Teilungen, in welchen eine Diminution des Chromatins stattfindet. Sie präsentieren sich hier nicht mehr als im ganzen Verlauf gleich dicke Stäbchen, sondern sie sind durch quere Einschnürungen in Reihen von Kügelchen geteilt, und zwar zeigt sich jedes Stäbchen typischerweise aus drei solchen zusammengesetzt, von denen das mittlere oft größer und stärker färbbar erscheint als die Endstücke.

Digitized by Google

Fig. 11 und 12 zeigen solche in Zerfall begriffene Chromosomen; in Fig. 11 ist ein 4-zelliger Embryo abgebildet, dessen 2 Ektodermzellen (*A* und *B*) in Vorbereitung zur Teilung sind. In der vorderen Zelle *A* ist die Aequatorialplatte schon gebildet, während in *B* die Chromosomen noch auf einen größeren Bereich der Zelle verteilt sind. Hier kann man an einzelnen Chromosomen die Dreiteilung sehr deutlich sehen, während an anderen ein Zerfall schon eingetreten ist, und man sieht dann Gruppen von 2—3 Kügelchen oder auch einzeln gelegene solche. — Fig. 12a und b zeigen zwei aufeinander folgende Schnitte durch die vordere Ektodermzelle (*A*) eines anderen Embryos, und auch hier ist die Teilung der stäbchenförmigen Chromosomen je in 3 kugelige Abschnitte zu erkennen. Die Entwickelung der Zelle ist hier nicht ganz so weit vorgeschritten wie in Fig. 11, die Kernmembran ist an der einen Seite noch zu sehen (Fig. 12b), und einzelne Stäbchen (Fig. 12a) zeigen keine Einschnürungen. Genau die Zahl zu bestimmen, ist hier unmöglich, da man nicht immer mit Bestimmtheit entscheiden kann, welche Körnchen zusammengehören; aber wie man auch zählt, findet man beim Summieren der Chromosomen in den Fig. 12a und b eine Zahl, die von 48 nicht weit entfernt ist.

Betrachtet man weiter Zellen, deren Chromatingehalt schon vermindert ist, so kann man auch hier in den Aequatorialplatten ca. 48 Chromosomen zählen; aber diese sind jetzt nicht mehr stäbchen-, sondern kugelförmig, und jede Kugel ungefähr von derselben Größe wie die kugeligen Abschnitte der Chromosomen vor der Diminutionsteilung. — Durch die wiederholten Teilungen der Zellen werden die Verhältnisse bald so winzig klein, daß jede Beobachtung der einzelnen Chromosomen ausgeschlossen ist. Man muß daher möglichst frühe Stadien betrachten, und am besten geeignet sind dann die Tochterzellen der Zelle S^2.

Fig. 13 zeigt die Aequatorialplatte einer solchen Zelle, und ein Vergleich zwischen den Chromosomen in Fig. 9 und 10, dann 11 und 12 und schließlich 13 läßt wohl an der Art der Diminution keinen Zweifel: ursprünglich sind die Chromosomen stäbchenförmig, wie Fig. 9 und 10 sie zeigen, und diese ihre ursprüngliche Form behalten sie in den Propagationszellen, während sie in den somatischen Urzellen (oder deren Tochterzellen) in Zerfall geraten (Fig. 11 u. 12). Von den 3 Stücken, in die jedes Chromosom geteilt wird, werden, nach Analogie mit A. megalocephala, wohl sicher die 2 Endstücke abgeworfen, während das mittlere

Stück sich teilt, und die beiden Tochterkerne werden dann von den diminuierten Tochterchromosomen gebildet, die auch bei späteren Teilungen als kleine, kugelige Chromosomen zur Erscheinung kommen.

Die abgestoßenen Endstücke haben keinen langen Bestand. Schon ehe die Tochterkerne gebildet sind (Fig. 2, 3 und 5a), haben sie an Größe abgenommen und sind nur als winzig kleine Punkte oder als färbbare Verdickungen an den Verbindungsfasern wahrzunehmen. Jede Zählung oder genaue Analyse ist hier unmöglich; doch scheint zuweilen die Lage der abgestoßenen Körnchen darauf zu deuten, daß wenigstens einige von ihnen sich nach der Abstoßung geteilt haben; man findet nämlich, wie es aus Fig. 3 und 14 zu sehen ist, oft 2 Körnchen auf entgegengesetzten Seiten vom Aequator der Zelle, aber beide in derselben Entfernung, so daß sie einen Eindruck von Zusammengehörigkeit geben, ähnlich wie es Boveri für A. megalocephala beschrieben und auch (in Fig. 34) abgebildet hat.

Obwohl diese Chromatinkörnchen sehr rasch vom Protoplasma resorbiert werden, so sind doch immerhin stets einzelne von ihnen noch nach der Vollendung der Zellteilung sichtbar, und zwar auch — im Gegensatz zu Meyer's Behauptung — auf den frühesten Stadien (Fig. 2, 4, 6 u. 7). Man findet sie noch nach der Bildung der Kernmembran, als winzig kleine Punkte außerhalb derselben und zwischen den Zellen. Auf späteren Stadien sind sie größer (Fig. 7) und noch lange sichtbar, nachdem der Kern zu voller Größe ausgewachsen ist.

Fig. 8 und 8a zeigen in zwei verschiedenen Ansichten einen abnorm entwickelten Embryo, der in einer von seinen 3 Zellen 4 Strahlungscentren enthält; diese sind durch 4 Kernspindeln unter sich verbunden, und in allen 4 Spindeln sieht man zwischen den Tochterplatten abgestoßene Chromatinkörnchen. Fig. 8 zeigt 3 von diesen Spindeln zu einem Dreieck durch die Pole *a*, *b* und *d* verbunden, während außerdem die vierte, die auch in *d* ihr eines Ende hat, in der Tiefe der Zelle zu erkennen ist. In Fig. 8a ist diese letztere Spindel *c* — *d* deutlich sichtbar, während die 3 anderen, *a*—*d*, *b*—*d* und *a*—*b*, kein klares Bild geben; man sieht auch hier eine beginnende Einschnürung der Zellenoberfläche zwischen den Polen *c* und *d*.

Wie diese Bildung zu deuten ist, kann man mit Sicherheit nicht entscheiden. In demselben Material kommen mehrere ähn-

Digitized by Google

liche Abnormitäten vor [1]), und es ist möglich, daß sie auf Polyspermie zurückzuführen sind; mehr wahrscheinlich ist vielleicht eine andere Erklärung, die nämlich, daß eine Zellteilung unterblieben ist, und daß so nach der Teilung der beiden Centrosomen die 4-polige Strahlungsfigur zustande gekommen ist. In letzterem Falle wäre die in Fig. 8 und 8a abgebildete abnorme Zelle mit den Tochterzellen der Ursomazelle I zu vergleichen, in welchen eine Diminution des Chromatins ja auch normal vor sich geht. —

Wenn man den oben beschriebenen Diminutionsprozeß bei A. lumbricoides mit demselben der A. megalocephala vergleicht, findet man eine völlige Uebereinstimmung zwischen beiden in betreff der äußeren Vorgänge und auch darin, daß von jedem Chromosom die Endstücke abgestoßen werden; sie unterscheiden sich aber durch das Verhalten der zurückbleibenden mittleren Teile der Chromosomen, die bei A. megalocephala in kleine Stückchen zerfallen, während sie bei A. lumbricoides, soweit es verfolgt werden konnte, ganz bleiben.

Im Anschluß an die obige Darstellung des Diminutionsprozesses bei Ascaris lumbricoides möchte ich auch einige Eigentümlichkeiten in der Entwickelung dieses Wurmes erwähnen, die mir während meiner Untersuchung immer wieder begegnet sind, nämlich erstens das Schicksal des zweiten Richtungskörpers, und dann die eigentümliche Bildungsweise der Kerne.

Die Lage des zweiten Richtungskörpers ist hier, wie bei A. megalocephala, ganz regellos; er kann an jeder beliebigen Stelle der jungen Embryonen sitzen.

Hier bleibt er aber gewöhnlich nicht lange, sondern wird früher oder später von derjenigen Zelle wieder aufgenommen, der er anliegt, um hier nach einiger Zeit vom Protoplasma resorbiert zu werden.

Daß dies wirklich der Fall ist, davon überzeugt man sich leicht bei Betrachtung von jungen Embryonen in Nelkenöl. Man findet nämlich den Richtungskörper bald ganz äußerlich an der Oberfläche irgend einer Zelle befestigt, bald auch innig mit derselben verbunden, wie er auf Fig. 1 zu sehen ist, und endlich mitten im Zellenleib, wo er als eine helle Vakuole mit peripher gelagertem Chromatin leicht erkennbar ist (Fig. 4). Es zeigt sich

---

1) Eine nähere Erörterung dieser Abnormitäten folgt in einem nächstens erscheinenden Aufsatz.

auch, daß die Resorption des Richtungskörpers an keine bestimmte Zelle gebunden ist, sondern daß er in jede beliebige Zelle aufgenommen werden kann, mit der er zufällig in Berührung tritt.

Wenn man die eben geteilten Zellen, die in Fig. 5a (S^3), Fig. 7 (P^4), Fig. 6 (S^4), Fig. 4 (*MSt* und *E*) und Fig. 2 (*a* und *α*) abgebildet sind, in der oben angeführten Reihenfolge betrachtet, sieht man, wie sich die Kerne in eigentümlicher Weise aus den Tochterplatten entwickeln. Es entsteht hier keine Vakuole um die Tochterplatte herum, sondern diese, die zuerst als eine dünne Platte erscheint, krümmt sich, bis sie die Oberfläche einer Halbkugel beschreibt, deren Oeffnung gegen den Spindelpol gewendet ist, und im Innern dieser Halbkugel entsteht dann eine Vakuole, während die in Bildung begriffene Kernmembran die Oeffnung wie ein Deckel schließt (Fig. 7). Jetzt fangen die ursprünglich sehr dicht gelagerten Chromosomen an, sich voneinander zu entfernen (Fig. 6), und bald sieht man sie über die ganze Peripherie des jungen Kernes zerstreut, in dessen Mitte ein chromatinfreier Raum noch lange sichtbar ist (Fig. 2 und 4).

Zuletzt sei es mir erlaubt, Herrn Prof. Dr. Boveri für das lebhafte Interesse, mit welchem er meiner Untersuchung gefolgt ist, sowie für seine anregende Unterstützung während derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Würzburg, März 1901.

Digitized by Google

Litteraturverzeichnis.

1) Boveri, Ueber Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Asc. meg. Anat. Anz., 1887.
2) — Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Asc. meg., nebst Bemerkungen zur Entwickelungsgesch. der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, Bd. VIII, 1892.
3) — Die Entwickelung von A. megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. z. 70. Geburtstage v. Kupffer, 1899.
4) Carnoy, La cytodiérèse de l'oeuf chez quelques Nematodes. La Cellule, T. III, 1886.
5) Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern, 1895.

Digitized by Google

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung von Zeiß, Apochr.-Immers. (Brennweite 2 mm) gezeichnet; Kompens.-Okular 6 ist zu Fig. 1—8, Fig. 11 und Fig. 14—18 benutzt, während Fig. 9 u. 10 und 12 u. 13 mit Ok. 8 und Fig. 19—21 mit Ok. 4 ausgeführt sind. Bezeichnung der Zellen nach Boveri (3).

Tafel XVI.

Fig. 1. Stadium von 2 Zellen; Längsspaltung der Chromosomen ist in Zelle S^1 zu sehen. *RK* Richtungskörper.

Fig. 2. Stadium von 5 Zellen in Dorsalansicht. Diminutionskörnchen in den Zellen *a*, *α* und *B*. Zelle S^2 auf der Unterseite nicht gezeichnet.

Fig. 3. Stadium von 7 Zellen, von der linken Seite gesehen. Diminution in S^2.

Fig. 4. 8 Zellen. S^2 ist in *MSt* und *E* geteilt. Abgestoßene Chromatinkörnchen um die beiden Kerne zu sehen. Richtungskörper in der Ektodermzelle *α*.

Fig. 5. Stadium von 14 Zellen, in *a* von der Dorsalseite, in *b* von der linken Seite gesehen. Diminutionsteilung in S^3.

Fig. 6. Ca. 30 Zellen. Ventralansicht. Diminutionsteilung in S^4 eben vollzogen.

Fig. 7. Optischer Längsschnitt durch Embryo mit 30 Zellen. Man sieht in der Tochterzelle von S^4 abgestoßene Chromatinkörnchen. P^4 eben geteilt.

Fig. 8 u. 8a. Zwei verschiedene Ansichten von einem abnorm entwickelten Embryo mit 3 Zellen. Die eine Zelle zeigt eine 4-polige Strahlungsfigur.

Fig. 9. Aequatorialplatte aus dem Ei. Die Elemente von Ei- und Spermakern noch getrennt.

Fig. 10. Einzelne Chromosomen aus der Zelle S^1.

Fig. 11. Stadium von 4 Zellen. In der Zelle *B* sieht man den Zerfall der Chromosomen vor der Diminution.

Fig. 12a und b. Zwei aufeinander folgende Schnitte durch die Zelle *A* eines 4-zelligen Embryos. Chromosomen in Zerfall.

Fig. 13. Aequatorialplatte mit diminuierten Chromosomen, aus einer Tochterzelle (*MSt*) der Zelle S^2.

Fig. 14. Spindel aus der Zelle S^3; zeigt die paarweise Anordnung der abgestoßenen Chromatinkörnchen.

Tafel XVII.

Fig. 15—18. Strongylus paradoxus.

Fig. 15. Stadium von 2 Zellen. Spindelbildung ohne Diminution in Zelle S^1.

Fig. 16. 4 Zellen. Teilung ohne Diminution in den Tochterzellen (A und B) von S^1.

Fig. 17. 6 Zellen. Teilung ohne Diminution in Zelle S^2.

Fig. 18. Aequatorialplatte aus der Zelle A. 12 stäbchenförmige Chromosomen ohne Einschnürungen.

Fig. 19—21. Rhabdonema nigrovenosa.

Fig. 19. Teilung ohne Diminution in der Zelle S^1.

Fig. 20. „ „ „ „ den Zellen A und B.

Fig. 21. „ „ „ „ der Zelle S^2.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2203

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Lehrbuch der Zoologie.

Für Studierende.

Von

Dr. J. E. V. Boas,

Lektor der Zoologie und Vorstand des zoologischen Institutes an der kgl. landwirtschaftl. Hochschule Kopenhagen.

Dritte vermehrte und verbesserte Auflage.

Mit 498 Abbildungen.

Preis: brosch. 10 Mark, geb. 12 Mark.

Soeben erschien:

Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten.

Von **Dr. Franz Doflein**

in München.

Mit 220 Abbildungen im Text.

Preis: 7 Mark.

Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.

Von

Prof. Dr. Hans Molisch,

Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der deutschen Universität Prag.

Mit 11 Holzschnitten im Text.

1897. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Lehrbuch der klinischen Hydrotherapie

für Studierende und Aerzte.

Von **Dr. med. Max Matthes,**

a. o. Prof. u. Direktor d. medizin. Poliklinik a. d. Univ. Jena.

Mit Beiträgen von Stabsarzt Dr. Paul Cammert, Privatdoz. Dr. Ernst Hertel und Prof. Dr. Felix Skutsch.

Mit 55 Abbildungen. 1900. Preis: brosch. 8 Mark, eleg. geb. 9 Mark.

Deutsches Archiv für klinische Medizin 1900:

Matthes hat sich seiner Aufgabe mit grosser Gründlichkeit unterzogen, indem er zunächst in einem allgemeinen Teile unter Beiziehung der gesamten ernsthaften Litteratur die physiologischen Grundlagen der Hydrotherapie einer scharfen Kritik unterzogen hat.

Für den Ref. kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das treffliche Buch von Matthes sich rasch einen dankbaren Leserkreis erwerben, und dass es sich als eine gute Waffe in dem Kampfe bewähren wird, den die legitime Medizin mit den Laienbestrebungen auf dem Gebiet der sog. „Naturheilmethode" zu führen hat. Moritz.

Mit Churfürstl. Sächsischen und Königl. Pohlnischen
Privilegio.
Leipzig, bey Johann Friedrich Gleditschen.

Vorrede.

Wir haben in dem vorigen Jahre unsern Lesern versprochen, daß wir ihnen in diesem Jahre eine Nachricht von den Schriften geben wollten, welche in Deutschland, Frankreich, Engelland, Holland, Italien und Spanien, in Lateinischer, Deutscher, Französischer, Engelländischer, Holländischer, Italiänischer und Spanischer Sprache, in dem Jahre 1715. ans Licht kommen würden. Wir haben unser Versprechen auch gehalten, und wollen es ferner halten, wenn wir nicht durch Krieg, Pest, Feuer, Wasser, Hunger, Tod, oder andere Zufälle, daran gehindert werden. Wir haben uns bemühet, alle Bücher, die in diesen Ländern gedruckt worden, zu bekommen, und wir haben auch alle bekommen, die uns nicht entweder durch Krieg, oder durch andere Zufälle, entzogen worden. Wir haben sie gelesen, und wollen unsern Lesern einen Auszug davon mittheilen, wenn sie nicht zu schlecht sind, oder wenn sie nicht zu weitläuftig sind, oder wenn sie nicht zu gelehrt sind, oder wenn sie nicht zu unverständlich sind, oder wenn sie nicht zu unnütze sind, oder wenn sie nicht zu gefährlich sind, oder wenn sie nicht zu theuer sind, oder wenn sie nicht zu rar sind, oder wenn sie nicht zu alt sind, oder wenn sie nicht zu neu sind, oder wenn sie nicht zu lang sind, oder wenn sie nicht zu kurz sind, oder wenn sie nicht zu dick sind, oder wenn sie nicht zu dünne sind, oder wenn sie nicht zu schwer sind, oder wenn sie nicht zu leicht sind, oder wenn sie nicht zu groß sind, oder wenn sie nicht zu klein sind, oder wenn sie nicht zu breit sind, oder wenn sie nicht zu schmal sind, oder wenn sie nicht zu hoch sind, oder wenn sie nicht zu niedrig sind, oder wenn sie nicht zu tief sind, oder wenn sie nicht zu flach sind, oder wenn sie nicht zu rund sind, oder wenn sie nicht zu eckig sind, oder wenn sie nicht zu spitzig sind, oder wenn sie nicht zu stumpf sind, oder wenn sie nicht zu scharf sind, oder wenn sie nicht zu stumpf sind, oder wenn sie nicht zu weich sind, oder wenn sie nicht zu hart sind, oder wenn sie nicht zu roth sind, oder wenn sie nicht zu blau sind, oder wenn sie nicht zu gelb sind, oder wenn sie nicht zu grün sind, oder wenn sie nicht zu schwarz sind, oder wenn sie nicht zu weiß sind, oder wenn sie nicht zu bunt sind, oder wenn sie nicht zu einfarbig sind, oder wenn sie nicht zu mannigfaltig sind, oder wenn sie nicht zu einförmig sind, oder wenn sie nicht zu verschieden sind, oder wenn sie nicht zu gleich sind, oder wenn sie nicht zu ungleich sind, oder wenn sie nicht zu ähnlich sind, oder wenn sie nicht zu unähnlich sind, oder wenn sie nicht zu übereinstimmend sind, oder wenn sie nicht zu widersprechend sind, oder wenn sie nicht zu zusammenhängend sind, oder wenn sie nicht zu getrennt sind, oder wenn sie nicht zu verbunden sind, oder wenn sie nicht zu lose sind, oder wenn sie nicht zu fest sind, oder wenn sie nicht zu locker sind, oder wenn sie nicht zu dicht sind, oder wenn sie nicht zu porös sind, oder wenn sie nicht zu compact sind, oder wenn sie nicht zu elastisch sind, oder wenn sie nicht zu unelastisch sind, oder wenn sie nicht zu biegsam sind, oder wenn sie nicht zu steif sind, oder wenn sie nicht zu spröde sind, oder wenn sie nicht zu zähe sind, oder wenn sie nicht zu hämmerbar sind, oder wenn sie nicht zu ductil sind, oder wenn sie nicht zu malleabel sind, oder wenn sie nicht zu fusibel sind, oder wenn sie nicht zu volatil sind, oder wenn sie nicht zu fix sind, oder wenn sie nicht zu combustibel sind, oder wenn sie nicht zu incombustibel sind, oder wenn sie nicht zu calcinirbar sind, oder wenn sie nicht zu reducirbar sind, oder wenn sie nicht zu solvirbar sind, oder wenn sie nicht zu precipitirbar sind, oder wenn sie nicht zu crystallisirbar sind, oder wenn sie nicht zu amorph sind, oder wenn sie nicht zu organisirt sind, oder wenn sie nicht zu unorganisirt sind, oder wenn sie nicht zu lebendig sind, oder wenn sie nicht zu todt sind, oder wenn sie nicht zu vegetirend sind, oder wenn sie nicht zu animalisch sind, oder wenn sie nicht zu mineralisch sind, oder wenn sie nicht zu vegetabilisch

Ex Libris

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

Herausgegeben von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Sechsundreissigster Band.

Neue Folge. Neunundzwanzigster Band.

Mit 6 Tafeln.

Inhalt: Siehe nächste Seite. — Verzeichniss der Mitarbeiter. — Verzeichniss der Abhandlungen. — Sach-Register. — Namen-Register. — Verzeichniss der Tafeln und der Textfiguren. — Verzeichniss der Preisaufgaben der Fürstlich Jablonowskischen Gesellschaft.

Preis: 20 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1902.

Vervielfältigung in der Redaktion erlaubt nach Inhalt des Vertragsbestimmungen. Eingegangen am 1. August 1902.

Die Botschaft

Nr. 2 / 1966

Herausgeber: Bundesministerium für gesamtdeutsche Fragen, Bonn

Inhalt: Seite 1: Ein Jahr Passierscheine — Seite 2: Ein Jahr Passierscheine — Seite 3: Ein Jahr Passierscheine — Seite 4: Ein Jahr Passierscheine

Ein Jahr Passierscheine

Am 17. Dezember 1963 wurde in Berlin ein Abkommen über Passierscheine unterzeichnet. Es ist jetzt ein Jahr in Kraft. Es hat vielen Menschen in Berlin geholfen. Sie konnten ihre Verwandten und Freunde besuchen. Sie konnten sich wiedersehen. Sie konnten miteinander sprechen. Sie konnten gemeinsam feiern. Sie konnten gemeinsam trauern. Sie konnten gemeinsam hoffen. Sie konnten gemeinsam arbeiten. Sie konnten gemeinsam leben.

Das Abkommen hat auch vielen Menschen in der Bundesrepublik geholfen. Sie konnten ihre Verwandten und Freunde in Berlin besuchen. Sie konnten sich wiedersehen. Sie konnten miteinander sprechen. Sie konnten gemeinsam feiern. Sie konnten gemeinsam trauern. Sie konnten gemeinsam hoffen. Sie konnten gemeinsam arbeiten. Sie konnten gemeinsam leben.

Das Abkommen hat auch vielen Menschen in der Deutschen Demokratischen Republik geholfen. Sie konnten ihre Verwandten und Freunde in Berlin besuchen. Sie konnten sich wiedersehen. Sie konnten miteinander sprechen. Sie konnten gemeinsam feiern. Sie konnten gemeinsam trauern. Sie konnten gemeinsam hoffen. Sie konnten gemeinsam arbeiten. Sie konnten gemeinsam leben.

Das Abkommen hat auch vielen Menschen in der Welt geholfen. Sie konnten ihre Verwandten und Freunde in Berlin besuchen. Sie konnten sich wiedersehen. Sie konnten miteinander sprechen. Sie konnten gemeinsam feiern. Sie konnten gemeinsam trauern. Sie konnten gemeinsam hoffen. Sie konnten gemeinsam arbeiten. Sie konnten gemeinsam leben.

Das Abkommen hat auch vielen Menschen in der Welt geholfen. Sie konnten ihre Verwandten und Freunde in Berlin besuchen. Sie konnten sich wiedersehen. Sie konnten miteinander sprechen. Sie konnten gemeinsam feiern. Sie konnten gemeinsam trauern. Sie konnten gemeinsam hoffen. Sie konnten gemeinsam arbeiten. Sie konnten gemeinsam leben.

Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln.

Von

Max Fürbringer.

V. Teil.

Mit Tafel XVIII—XXII, Fig. 180—262.

Dieser den Brustschulterapparat, die Schultermuskeln und ihre Nerven bei den Vögeln behandelnde Teil bildet die Fortsetzung zu dem in der Jenaischen Zeitschrift, Band XXXIV, p. 215—712 veröffentlichten IV. Teile dieser Untersuchungen und schließt zugleich die Reihe der Sauropsiden ab.

Der wesentliche Inhalt desselben bildet einen Auszug aus dem Speciellen Teile der Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Amsterdam und Jena 1888, wobei jedoch die seitdem erschienene Litteratur über den Gegenstand genauere Berücksichtigung fand; der osteologische Abschnitt kann als eine selbständige Neubearbeitung gelten. Hinsichtlich der eingehenderen Details sei auf diese Untersuchungen verwiesen.

An die morphologische Darstellung (§§ 17—19) schließen sich in § 20 gegebene kürzere genealogische und systematische Bemerkungen an, zu welchen diese Bearbeitung und die seit 1888 veröffentlichten größeren Arbeiten der Autoren über die Systematik der Vögel Veranlassung gaben.

Kapitel V.

Vögel.

§ 17.

Schultergürtel, Brustbein und Humerus[1]).

(Vergl. Taf. XIX, Fig. 204, und Taf. XX, Fig. 210.)

Litteratur[2]).

Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 1. éd., I, p. 251 ff. Paris 1805.

Tiedemann, Fr., Zoologie. II. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel, I, p. 211 f. Heidelberg 1810.

Nitzsch, Chr. L., Osteographische Beiträge zur Geschichte der Vögel, Leipzig 1811, p. 40 f.

Blainville, H. M. D. de, Mémoire sur l'emploi de la forme du sternum et de ses annexes etc. 6. Dec. 1815. Journ. Phys. Chem., XCII, p. 185 f. Paris 1821.

Cuvier, G., Recherches sur les ossemens fossiles, III, p. 315 f. Paris 1822.

---

1) Die folgende Beschreibung giebt nur die wesentlichsten Grundlagen für die spätere Darlegung der Muskulatur, die etwas ausführlicher behandelt wurde. Eine genauere Darstellung des Skeletsystems wurde nicht beabsichtigt. Gleichwohl dienen der vorliegenden Skizze zahlreiche Skelete als Grundlage. Alle Abteilungen, namentlich aber die fossilen Vögelreste konnten aus Mangel des selteneren und mir nicht zugänglichen Materiales nicht im Originale eingesehen werden; hier war eine Beschränkung auf die einschlägige Litteratur geboten. Hinsichtlich der Details verweise ich auf meine Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, p. 3—231, und die seitdem erschienenen Haupt- und Specialwerke über diesen Gegenstand.

2) Die bezügliche Litteratur ist so umfangreich, daß mit Rücksicht auf den hier gegebenen Raum gar nicht daran gedacht werden konnte, alle bezüglichen Veröffentlichungen hier in extenso anzuführen. Ich habe im folgenden nur die für die Morphologie des Skelets bedeutsameren Titel wiedergegeben, im übrigen aber die für den Specialisten wichtigen Arbeiten bloß mit Autornamen, Stichwort und Jahreszahl angeführt; daraufhin wird es an der Hand der Anzeiger und Jahresberichte leicht gelingen, die betreffenden Titel genauer kennen zu lernen. Ebenso bin ich bei den beiden folgenden Paragraphen (Nerven und Muskeln) verfahren. Im übrigen verweise ich auch hier bezüglich der Werke vor 1888 auf die Untersuchungen zur Morphologie und Systematik, 1888, p. 1642 bis 1709.

Meckel, J. Fr., System der vergleichenden Anatomie, II, 2, p. 54 f. Halle 1825.
d'Alton, E., Die Skelete der straußartigen Vögel. Bonn 1827.
L'Herminier, T. J., Recherches sur l'appareil sternal des oiseaux etc. Mém. Soc. Linnéenne, VI. Paris 1827.
Berthold, A. A., Das Brustbein der Vögel. Beitr. z. Anat., Zoot. u. Phys., VI, p. 105 f. Göttingen 1831.
Geoffroy St. Hilaire, E., Mém. sur les observations communiquées par Mr. le Baron Cuvier au sujet des sternums des oiseaux. Ann. Sc. nat., XXVII, p. 189 f. Paris 1832. — Nouv. Ann. d. Mus., II, p. 1 f. Paris 1833.
Allis, Th., On the Mode of Attachment of the Os furcatum to the Sternum in various Grallatorial and Natatorial Birds. Proc. Zool. Soc., 1835, p. 154 f. London.
Owen, R., Article „Aves" in Todd's Cyclopaedia of Anatomy, I, p. 265 f. London 1835.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 3. éd., p. 96 f. Bruxelles 1836.
L'Herminier, T. J., Recherches sur le marche de l'ossification dans le sternum des oiseaux etc. Ann. Sc. nat., (2. Sér.) VI, p. 107 f. Paris 1836.
Owen, R., On the Anatomy of the Southern Apteryx (Apteryx australis). Trans. Zool. Soc., II, p. 257 ff., 10. IV. 1838. London 1841.
Brandt, J. T., Beiträge zur Kenntnis der Naturgeschichte der Vögel mit besonderer Beziehung auf Skeletbau und vergleichende Zoologie. Mém. Ac. Imp. d. St. Pétersbourg, 1840, p. 80 f.
Owen, R., On Diornis. Numerous Memoirs in the Trans. Zool. Soc., II—XII, 1846—86. (Ueber Dinornis, Palapteryx, sowie Apteryx, Cnemiornis und Harpagornis.)
Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin 1846, p. 254 f.
Pfeiffer, H., Zur vergleichenden Anatomie des Schultergürtels und der Schultermuskeln der Säugetiere, Vögel und Amphibien, Gießen 1854, p. 23 f.
Gervais, P., Description ostéologique de l'Hoatzin, du Kamichi, du Cariama et du Savacou etc. Zool. d. voy. d. Mr. de Castelnau, VII, Zool., 2, p. 66 f. Paris 1855.
— Remarques sur les caractères que l'on peut tirer du sternum des oiseaux. Ann. Sc. nat., (4. Sér.) VI, p 5 f. Paris 1856.
Eyton, T. C., Osteologia avium. London 1858—1875.
Blanchard, E., Recherches sur les caractères ostéologiques des oiseaux. Ann. Sc. nat., (4. Sér.) XI, p. 11 f. Paris 1859.
Velten, G., De avibus ex sterni conformatione classificandis. Diss. inaug. Bonnae 1861.
Parker, W. K., On the Osteology of the Gallinaceous Birds and Tinamus. Trans. Zool. Soc., V, p. 149 f., 25. XI. 1862. London 1866.

Digitized by Google

Harting, P., L'appareil épisternal des oiseaux. Nat. Verh. v. h. Prov. Utrechtsch Genootsch. v. Kunst en Wet., N. R. I, 3, p. 1 f. Utrecht 1864.

Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Der Schultergürtel der Wirbeltiere, London 1865, p. 24 f.

Weitzel, A., Die Furcula, ein Beitrag zur Osteologie der Vögel. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., XXV, p. 317 f. Berlin 1865.

Owen, R., On the Anatomy of Vertebrata, II, p. 20 f., p. 65 f. London 1866.

Milne-Edwards, A., Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des fossiles de la France. 2 vol. Paris 1867—72 (Hauptwerk).

Magnus, H., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über das Brustbein der Vögel. Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med., Leipzig 1868, p. 682 f.

Parker, W. K., A Monograph on the Structure and Development of the Shoulder-Girdle and Sternum in the Vertebrata. Ray Soc., London 1868, p. 142 f.

Bonsdorff, E. J., Kritik der allgemein angenommenen Deutung der Furcula bei den Vögeln. Helsingfors 1869.

Selenka, E., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI, 4. Vögel, Leipzig und Heidelberg 1869, p. 50 f.

Gegenbaur, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., p. 624 f. Leipzig 1870.

Lüdder, W., Zur Bildung des Brustbeins und Schultergürtels der Vögel. Journ. f. Ornith., 1871, p. 321 f.

Mivart, St. G., On the Axial Skeleton of the Ostrich. Trans. Zool. Soc., VIII, p. 285 f., 1872. London 1874.

— On the Axial Skeleton of the Struthionidae. Ibidem, X, p. 1 f., 1874. London 1877.

Alix, E., Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux, p. 264 f. Paris 1874.

Hoffmann, C. K., Zur Morphologie des Schultergürtels und Brustbeins bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und Menschen. Niederl. Arch. f. Zool., V, p. 150 f. Leiden und Leipzig 1879.

Meyer, A. B., Abbildungen von Vogelskeleten, Band I, 71 pp., 121 Tafeln in Lichtdruck. Dresden 1879—88 (Hauptwerk).

Milne-Edwards, A., et Grandidier, A., Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar. XII—XV. Histoire des oiseaux, I—IV. Paris 1879—1881.

Marsh, O. C., Odontornithes. U. S. Geol. Expl. of the 40. Parall., Washington 1880, p. 57 f.

Sabatier, A., Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la série des Vertébrés. Mém. Acad. d. Sc. et Lettr. de Montpellier, Sect. d. Sc., IX. Montpellier et Paris 1880.

Parker, T. J., On the Skeleton of Notornis Mantelli. Trans. New Zealand Inst., XIV, p. 245 f. Wellington 1882.

Digitized by Google

Lavocat, A., Construction de la ceinture scapulo-claviculaire dans la série des Vertébrés. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, XCVII, 1883, p. 1316 f.

Watson, M., Report on the Anatomy of the Spheniscidae coll. by H. M. S. „Challenger". Zoology, VII, p. 1 f. London 1883.

Dames, W., Ueber Archaeopteryx. Pal. Abh., herausgg. von Dames und Kayser, II, 3, p. 119 f. Berlin 1884.

Filhol, H., Observations anatomiques, relatives à diverses espèces de Manchots. Réc. d. Mém. etc. rel. à l'obs. du Passage de Vénus, III, 2, p. 65 f. Paris 1885.

Lindsay, B., On the Avian Sternum. Proc. Zool. Soc. London, 1885, p. 684 f. (Enthält auch die Entwickelung bei Struthio, Sula, Uria, Larus, Gallus.)

Bayer, F., O Korakoidech ptáku (Ueber die Coracoide der Vögel, mit deutschem Resumé). Sitzungsber. K. Böhm. Ges. d. Wiss., math.-nat. Kl., Jahrgang 1885, p. 254 f. Prag 1886. (Kurze Beschreibung bei zahlreichen Vögeln mit besonderer Berücksichtigung des asymmetrischen Verbandes mit dem Sternum.)

Gerstäcker, A., Das Skelet des Döglings, Hyperoodon rostratus Pont. Leipzig 1887. (Mit einer Ausführung über das Skelet und die verwandtschaftlichen Beziehungen von Archaeopteryx, p. 137—157.)

Menzbier, M. v., Vergleichende Osteologie der Pinguine etc. Bull. Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou, 1887, p. 483 f. (Gute Beschreibung des Skelets mehrerer Genera und Species mit vergleichenden und weitergehenden systematischen Folgerungen.).

Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Jena und Amsterdam 1888, I, II, 1751 pp., 30 Taf.

Parker, W. K., On the Vertebral Chain of Birds. Proc. Roy. Soc., XLIII, p. 465 f. London 1888.

Shufeldt, R. W., Contribution to the Comparative Osteology of Arctic and Sub-Arctic Water Birds. Parts I—IX. Journ. Anat. Phys., XXIII—XXV. London 1888—1891. — P. I. Alca. 1888. — P. II. Uria. 1889. — P. III. Synthliborhamphus, Brachyramphus, Cepphus. 1889. — P. IV. Ptychorhamphus, Simorhynchus, Cyclorhynchus. 1889. — P. V. Lunda, Fratercula. 1889. — P. VI. Podilymbus, Aechmophorus, Colymbus, Urinator. 1890. — P. VII. Rhynchops, Larus, Rissa, Stercorarius. 1890. — P. VIII. Larus, Stercorarius. 1890. — P. IX. Chionis. 1891.

Studer, Th., Die Forschungsreise S. M. S. Gazelle in den Jahren 1874—76 etc., herausgeg. v. d. Hydrograph. Anst. des Reichs-Marine-Amtes. III. T. Zoologie und Geologie v. Th. Studer. Berlin 1889. (Enthält auch Entwickelung des Extremitätenskelets von antarktischen Steganopodes, Tubinares, Impennes und Laridae.)

Meyer, A. B., Abbildungen von Vogelskeleten, Band II, 120 pp., 121 Tafeln in Lichtdruck. Berlin 1889—1897. (Zusammen mit dem I. Bande [s. oben 1879—1888] giebt dieses Hauptwerk die Beschreibungen, Messungen und photographischen Abbildungen

Digitized by Google

von 5 Anseres, 1 Colymbo-Podicipites, 5 Pelargo-Herodii, 16 Accipitres, 3 Steganopodes, 1 Tubinaren, 11 Laro-Limicolae, 2 Otides, 3 Grues, 2 Fulicariae, 2 Apteryges, 20 Galli [nebst 9 Rassehühnern], 2 Pterocletes, 15 Columbae [nebst 20 Rassetauben], 28 Psittaci, 10 Coccyges, 8 Pici, 1 Pseudoscinen, 73 Passeres, 5 Macrochires, 1 Colius, 7 Halcyones, 9 Bucerotes, 3 Meropes, 2 Coraciae, 1 Caprimulgen, 10 Striges.)

Parker, W. K., On the Morphology of the Duck and Auk Tribes. Roy. Irish Acad. Cunningham Memoirs, No. VI. Dublin 1890. (Anas, Cygnus, Alca.)

Ameghino, C., Aves fósiles Argentinas. Revist. Argent. Hist Nat., I, p. 255 f. Buenos Ayres 1891. (Mir nur aus Besprechungen und Referaten bekannt.)

— Enumeracion de las Aves fósiles de la Républica Argentina. Ibidem, p. 441 f. Buenos Ayres 1891. (Mir gleichfalls nur aus Referaten bekannt.)

Gadow, H., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. IV, 4. Vögel. 1. Anatomischer Teil, 1008 pp., 59 Tafeln. Leipzig 1891 (Hauptwerk).

Holmgren, C., Bidrag till Kännedomen om de Skandinaviska Foglarnes. Osteologi. Bih. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., XVII, Afd. IV, No. 5, 135 pp. Stockholm 1891.

Lydekker, R., Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum (National History). London 1891.

Moreno, F., and Mercerat, A., Los Pájaros fósiles de la Républica Argentina. An. Mus. La Plata, I. Buenos Ayres 1891. (Mir nur aus Referaten bekannt.)

Parker, T. J., Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Phil. Trans., Vol. 182 B., p. 25 f. London 1891. (Genaue Darstellung, namentlich auch der Entwickelung.)

Parker, W. K., On the Morphology of the Gallinaceae. Trans. Linn. Soc. London, (2) V, p. 213 f. London 1891. (Fertiges Skelet und seine Entwickelung bei Gallus und Phasianus, jugendliches Skelet bei Turnix.)

— On the Morphology of a Reptilian Bird, Opisthocomus cristatus. Trans. Zool. Soc., XIII, p. 43—85, 1891. London 1895.

Newton, E. T., and Gadow, H., On Additional Bones of the Dodo and other Extinct Birds of Mauritius, observed by Mr. Theodore Sauzier. Trans. Zool. Soc., XIII, p. 281 f., 1892. London 1895. (Sternum, Schultergürtel und Humerus von Anas, Butorides, Plotus, Fulica, Aphanapteryx, Trocaza, Funingus, Didus, Lophopsittacus.)

Parker, T. J., Additional Observations on the Development of Apteryx. Phil. Trans., Vol. 183 B, p. 73 f. London 1892.

Newton, A., and Gadow, H., A Dictionary of Birds. London 1893—96. (Sternum p. 908—13, Schultergürtel p. 857, 858, Humerus p. 439, 440.)

Hector, J., On the Anatomy of Flight of certain Birds. Trans. Proc. New Zealand Institute, 1894, XXVII, p. 284 f. Wellington 1894.

Digitized by Google

Ameghino, C., Sur les Ossements fossiles de Patagonia. Extrait du Boletin del Inst. Geograf. Argent., XV, 11 et 12. Buenos Ayres 1895. (Mir nur aus Referaten bekannt.)

Marshall, W., Der Bau der Vögel. Leipzig 1895. (Ueber Brustschulterapparat und Humerus, p. 33—38, 57—66.)

Mivart, St. George, The Skeleton of Lorius flavopalliatus, compared with that of Psittacus erithacus. Part I. Proc. Zool. Soc., 1895, p. 312 f. (Wirbel, Rippen und Sternum.)

Andrews, Ch. W., Remarks on the Stereornithes, a Group of Extinct Birds from Patagonia. Ibis, (7) II, p. 1 f. London 1896. (Dryornis, Phororhacos.)

— On the Skull, Sternum and Shoulder-Girdle of Aepyornis. Ibidem, p. 376 f. London 1896.

— On the Extinct Birds of the Chatham Island. P. I. The Osteology of Diaphorapteryx Hawkinsi. Nov. Zool. (Museum Tring), III, p. 73 f. London 1896.

— On the Extinct Birds etc. P. II. Osteology of Palaeolimnas chathamensis and Nesolimnas dieffenbachii. Ibidem, III, p. 260 f. London 1896.

Garbowski, T., Zur Beurteilung vertebraler Regionen bei Vögeln. Anat. Anz., XI, p. 444 f. Jena 1896.

Andrews, Ch. W., On a Complete Skeleton of Megalapteryx tenuipes in the Tring Museum. Nov. Zool. (Museum Tring), IV, p. 188 f. London 1897.

Dames, W., Ueber Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der Archaeopteryx. Sitz.-Ber. K. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, phys.-math. Cl., XXXVIII, p. 818 f. Berlin 1897.

Beddard, F. E., The Structure and Classification of Birds. London 1898. (Ueber Brustschulterapparat und Humerus, p. 120—131.)

Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. Leipzig 1898.

Pycraft, W. P., Contributions to the Osteology of Birds. Proc. Zool. Soc. London, 1898, 1899. Part I. Steganopodes, 1898, p. 82 f. — P. II. Impennes, 1898, p. 958 f. — P. III. Tubinares, 1899, p. 381. — P. IV. Pygopodes, 1899, p. 1018.

Andrews, Ch. W., On the Extinct Birds of Patagonia. I. The Skull and Skeleton of Phororhacos inflatus Ameghino. Trans. Zool. Soc., XVIII, Part. 3, p. 55 f. London 1899.

Beddard, F. E., Chapter on the Anatomy of the Kiwis. In Rothschild, W. The Genus Apteryx. Nov. Zool. (Tring Mus.), VI, p. 386 f. London 1899.

Evans, A. H., Birds. London 1899. (Mit kurzer osteologischer Einführung, sowie bezüglichen Notizen, namentlich bei fossilen Vögeln.)

Pycraft, W. P., On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). In Rothschild, A Monograph of the Genus Casuarius. Trans. Zool. Soc., XV, Part I, p. 149 f., 1899. London 1900.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Nachträge zu den Reptilien. Jenaische Zeitschr., XXXIV, p. 215 f. Jena 1900.

Außerdem sei noch auf folgende kürzere oder längere monographische Arbeiten, welche zu einem großen Teile vorwiegend systematischen Zwecken dienen, verwiesen:

Alix über Rhea (1874) und Nothura (1874). — Allis über Dinornis (1864) und Apteryx (1873). — Ameghino über Stereornithes (1896). — Andersson über Eurynorhynchus (1877). — Andrews über Aepyornis (1894, 96, 97), Aptornis (1896), Diaphorapteryx (1896), Stereornithes (1896), fossile Knochen von Central-Madagaskar (inkl. Brustschulterapparat und Humerus von Centrornis, Plectropterus, Chenalopex, Anas, Ardea, Plotus (1897), Dinornis (1899), Vogelreste der Seeniederungen von Glastonbury (unter anderem Brustbein, Schultergürtel und Humerus von Pelecanus, Puffinus, Tachybaptes, Fulica, Corvus, 1899).

Beddard über Chauna (1884), Sternum der Striges (1888), Chunga (1889), Psophia (1890), Podica (1890), Heliornis (1893), Brustbein und Schultergürtel von Gallus Guttera und Numida (1899). — Bernstein über Corvi (1853), Collocalia (1856). — Blainville über Psophia (1825), Chionis (1836). — Blanchard über Psittaci (1856, 1857), Gallidae (1859). — Blyth über Alca (1857). — Buri, kurze osteologische Notizen über verschiedene Coracornithes (1900). — Burmeister über Dicholophus (1853), Coracina (1856). — Burton über Fregata (1822).

Coues über Colymbus (1863). — Crisp über Trochilus (1862). — Cunningham über Rhea (1871), Micropterus (1872).

Dames über Scaniornis (Schultergürtel und Humerus, 1890).

Eyton über Anatidae (1840), Vulturidae (1849), Chionis (1858).

Filhol über Spheniscidae (1882—1885). — Flensburg über verschiedene einheimische Vögel (1868). — Flower über Casuarius (1871). — H. O. Forbes, humerale Gelenkfläche am Schultergürtel von Dinornis (1892), Brustbein und Humerus von Aphanapteryx (1893). — W. A. Forbes über Lathamus (1879), über verschiedene Passeres (1880—82), über Parridae (1881), über Galbulidae und Bucconidae (1882), über Procellariidae (1882), über Todidae (1882). — de Frémery über Dromaeus (1819). — Fürbringer über den Humerus (1885).

Gadow über Cracidae (1877), Phoenicopterus (1877), Pterocles (1882), Rhea (1885), Opisthocomus (1892). — Garrod über Heteralocha (1872), Columbae (1874), Psittaci (1874), Aramus (1876), Colius (1876), Passeres (1876—78). — Gervais über fossile Vögel (1848—52). — Gervais et Alix über Spheniscidae (1877). — Giebel über osteologisches Detail bei zahlreichen Vögeln, zum Teil nach dem handschriftlichen Nachlasse von Nitzsch (1853—56), Pelecanus (1865), Megacephalon (1880).

v. Haast über Cnemiornis (1874), Megalapteryx (1886), Dinornithidae (1886). — Hamilton über Aptornis (1891), Harpagornis und Anomalopteryx (1893), Bibliography of the Dinornithidae (1893). — Hector über Cnemiornis (1873, 74). — Herrick über Hesperiphona (1886). — Heusinger über Striges (1822). — Högman über Colymbus und Podiceps (1873). — Hutton über Dinornithidae (1876, 1894). — Huxley über Alectoromorphae und Heteromorphae (1868).

Jacquemin über Corvus (1837).

Kuhlmann über Psittaci (1842).

L'Herminier über Steatornis (1834), verschiedene Vögel (1837). — Lidén über schwedische Raubvögel (1875). — v. Lorenz über Stringops und Nestor (1882). — Lucas über Nothura (1886), verschiedene Passeres (Turdinae, Miminae, Troglodytinae, 1888), Cypselidae und Trochilidae (1888, 93), Alca (1890), Paridae (inkl. Sitta und Chamaea, 1890), verschiedene Vögel (1891). — Lydekker [1]) über fossile Vogelknochen von Queensland (1892), über Vogelreste aus dem Miocän von Grive-St. Alban (Coracoid und Humerus von Totanus, Palaeortyx, Phasianus, 1893).

Macalister über Struthio (1867). — Mäklin über finnische Vögel (1867). — de Man über Paradiseidae (1873). — Marshall über Psittaci (1889). — Martin über Dicholophus (1836). — Meckel über Casuarius (1830). — Mercerat über Stereornithes (1899). — Merrem über Casuarius (1819). — Meursinge über Corvus (1851). — Milne-Edwards über Didus (1866), Psittacidae (1866), verschiedene fossile Vögel (1869, 72), Mesites (1878), eocäne Vogelreste aus dem Phosphate von Chaux, Südfrankreich (Coracoid von Pterocles, Humerus von Necrobyas, Bubo, Dynamopterus, Archaeotrogon, Geranopterus, Tachyornis, Filholornis, Palaeortyx, Rallus, 1892). — Milne-Edwards et Grandidier über Aepyornis (1894). — Milne-Edwards et Oustalet über Fregilupus (varius) und Dromaeus (ater) [1893]. — Mitchell über Chauna (1895). — Mivart über Struthio (1872), andere Ratiten (1874), Pelecanidae (1877), Psittacidae (1895). — Murie über Strigidae (1871), Todus (1872), Colius (1872), Momotidae (1872), Upupa (1873), Fregilupus (1874).

Nassonow über Struthio (1896). — A. Newton über Pelecanus (1871), Didus (1877). — A. and E. T. Newton über Pezophaps (1869). — A. Newton and Clark über Pezophaps (1879). — E. T. Newton über Gastornis (1885, 86). — Nitzsch über Dicholophus (1853), ornithologische Beobachtungen (aus seinem Nachlasse von Giebel herausgegeben, 1862).

Oustalet über Megapodidae (1879, 80). — Owen über Sula (1831), Phoenicopterus (1832), Buceros (1832), Corythaix (1834), Pelecanus (1835), Talegalla (1840), Rhamphastus (1842), Alca im-

---

1) Lydekker's bemerkenswerte Abhandlung über Stereornithes (1893) handelt nicht über den Brustschulterapparat und Humerus.

Digitized by Google

pennis (1864), Cnemiornis (1865), Didus (1866, 71), Harpagornis (1875), Pezophaps (1878), Notornis (1882).

Parker, T. J., über Notornis (1886), Apteryx (1888—92). — W. K. Parker über Balaeniceps (1862), Rhinochetus (1864), Microglossa (1865), Steatornis (1889), Opisthocomus (1890), Anatidae und Alcidae (1890). — Pycraft über den Humerus von Archaeopteryx (1896).

Reichenow über Chionis (1876). — Reid über Aptenodytes (1835). — Reinhardt über Procellariidae (1873). — Ringius über verschiedene Schwimm- und Sumpfvögel (1874).

Sclater über Cypselidae (1865), Leptosomus (1865), Caprimulgidae (1866), Indicator (1870), Strigidae (1879), Aptenodytes (1888). — Seebohm, Classification der gallino-grallinen und der ardeoanserinen Vogelgruppen auf Grund osteologischer Merkmale (unter denen auch der Brustschulterapparat und Humerus berücksichtigt werden, 1888, 89). — Sharpless über Cygnus (1882). — Shufeldt in zum Teil recht umfassenden Schriften über Speotyto (1881, 89), Eremophila (1881), nordamerikanische Tetraonidae (1881), Lanius (1881), Cinclus (1882), Cathartidae (1883), Phalacrocorax (1883, 84), Ceryle (1884), Numenius (1884), Micropterus (1884), Trochilidae, Caprimulgidae und Cypselidae (1886), Geococcyx (1886), Conurus (1886), Brustschulterapparat von 13 verschiedenen Vögeln (1887), Tachycinctus (1887), Sturnella und andere Icterinae und Corvinae (1888), Aphriza (1888), Habia und andere conirostre Passeridae und Tanagrinae (1888), Totanus (1888), Gallus bankiva (1888), nordamerikanische Anseres (1888), Tubinares und Steganopodes (1889), Chamaea (1889), Ardeinae (1889), nordamerikanische Passeres (1889), Corvus (1890), Hesperornis (1890), Columbae der Vereinigten Staaten von Nordamerika (1891), Milvinae der Vereinigten Staaten von Nordamerika (1891), Chionis (1891, 93), Pici (1891), nordamerikanische Pygopodes (Podicipoidea und Urinatoroidea, 1892), anatomische Differentialdiagnosen zwischen Cypselidae und Trochilidae (1892), fossile Avifauna der Equus-Schichten des Oregon-Desert (zahlreiche Vögel aller Abteilungen, vornehmlich Schwimmvögel, 1892), Bastard von Tympanuchus (americanus) × Pediocoetes (campestris) [1893], fossile Vögel der Silver Lake Region in Oregon (1893), Ichthyornis (1893), Trochilidae und Cypselidae (1893), Steganopodes (1894), Gruidae, Rallidae und Verwandte (Grus, Aramus, Rallus, Crex, Porzana, Ionornis, Gallinula, Fulica etc., 1894), fossile Knochen von Grotto Pietro Tamponi und Grive-St. Alban (unter anderen Coracoid und Humerus von Puffinus, Tringa, Palaeortyx etc., 1896), fossile Vogelreste aus Knochenhöhlen in Tennessee (1897), Picidae (1900), Striges (1900), Pterocles und Syrrhaptes (1901), Herodiones (1901), Palamedeae (1901). — Stejneger über Macrochires (1887), Phalacrocorax (1889). — Strickland über Didus (1848). — Suschkin über Accipitres (1899—1901).

Tegetmeyer über Syrnium (1877). — d'Arcy W. Thompson über Hesperornis (1890). — Thuet über Psittaci (1838).
Vigors über Psittaci (1830/31), Fregata (1830/31). — de Vis über fossile Vogelknochen von Queensland (1888, 91, 92).
Weldon über Phoenicopterus (1883). — Werner über Scapula und Flügelknochen der Impennes (1892). — Wyman über Cygnus (1844, 55).
Zehntner über Cypselus (Entwickelung des Brustschulterapparates und des Flügels, 1889, 90).

Der Schultergürtel und das Brustbein der Vögel repräsentieren einen einseitigen und hohen Entwickelungstypus, der aber unverkennbar an die Reptilien anknüpft und unter diesen mit den entsprechenden Bildungen der Lacertilier und der Archosaurier (Crocodilier, Dinosaurier und Patagiosaurier) die relativ größte Aehnlichkeit darbietet. Doch zeigt er dabei so viel Besonderheiten, daß eine direkte Ableitung von irgend welcher bekannten Reptilien-Abteilung ausgeschlossen ist. Was Archosaurier und Vögel an Aehnlichkeiten teilen, ist zu einem großen Teile auf Parallelität und Konvergenz in der Entwickelung zurückzuführen; eher noch gestatten die an sich nicht so ins Auge fallenden und geringer erscheinenden Uebereinstimmungen zwischen Lacertiliern und Vögeln eine Ableitung der letzteren von reptilischen Stammvätern, welche dem primitiven Lacertilier-Typus nicht so fern standen. Der Stamm der Vögel entsprang selbständig dem primordialen Sauropsiden-Stocke, aber in der Nähe derjenigen Schosse, welche Lacertiliern und Archosauriern Ausgang gaben.

Mit der Erlangung und weiteren Ausbildung der Flugfähigkeit (welche eine von derjenigen der Patagiosaurier gänzlich abweichende Entwickelungsbahn einschlug) hat der sternale und zonale Apparat eine besondere Ausbildung erlangt, die ihn von denjenigen der Reptilien in markanter Weise unterscheidet; die ontogenetische, vergleichend-anatomische und, wenn auch bisher bei sehr beschränktem Materiale (Archaeopteryx)[1]), paläontologische Betrachtung zeigt jedoch vermittelnde Zustände, wie auch die sekundäre Rückbildung der Flugfähigkeit (bekannte sog. Ratiten) wieder zu Vereinfachungen des betreffenden Apparates

---

1) Die Kreidevögel sind bereits fertige resp. von diesen aus wieder degenerierte Typen von Flugvögeln.

führt, der in mancher Hinsicht an die alten, primitiven und reptilienähnlichen Zustände erinnert, sie aber keineswegs erreicht. Alles, was wir von fluglosen Vögeln kennen, bewahrt auch bei völliger Rückbildung des Flugvermögens durchaus die einmal errungene Vogeleigenschaft. Wirklich primitive Ratiten (Proto-Aptenornithes), d. h. solche Vögel, welche sich erst anschickten, die Flugfähigkeit zu erwerben, aber dieselbe noch nicht erworben hatten, die also ein Uebergangsglied von den sauropsiden Urformen zu den flug- oder wenigstens schwebefähigen Vögeln (Carinaten, Ptenornithes) bilden, sind uns bisher paläontologisch unbekannt geblieben; ihre Existenz ist selbstverständlich Postulat und mag in der Trias, vielleicht schon im Perm zu suchen sein[1]).

Der Schultergürtel (Omozonium, Scapulo-Coracoid d. Aut.) der Vögel setzt sich aus dem sog. primären, aus Scapula und Coracoid bestehenden, und aus dem sog. sekundären Schultergürtel, welcher durch die Clavicula (Furcula) repräsentiert wird, zusammen. Ersterer bietet regelmäßige und direkte, letzterer variable Beziehungen zu dem Sternum dar. Durch Rückbildung kann die Clavicula teilweise oder gänzlich verkümmern, während ein vollkommener Schwund von Scapula und Coracoid bei keinem bekannten Vogel bisher konstatiert werden konnte.

Der primäre Schultergürtel bildet ein winklig gebogenes Skeletstück, welches aus einem einheitlichen Knorpel hervorgeht, aber mit separaten Knochenkernen für seinen dorsalen (Scapula) und ventralen Schenkel (Coracoid) ossifiziert. Dieselben bleiben bei der überwältigenden Mehrzahl der Carinaten nebst Hesperornis durch Faserknorpel (Symphysis coraco-scapularis) getrennt und bieten damit eine gewisse federnde gegenseitige Beweglichkeit dar, verwachsen aber sekundär bei den meisten Ratiten (auch bei Didus) zu einem einheitlichen Knochenstücke. Offenbar steht dieses verschiedene Verhalten zu der Ausbildung oder Rückbildung der Flugfähigkeit im Zusammenhange.

Zugleich treffen sich Scapula und Coracoid, in Parallelität zu dem schon bei Crocodiliern und Patagiosauriern, zum Teil auch bei Dinosauriern, zu beobachtenden Verhalten, bei den Carinaten unter einem wenig stumpfen, rechten oder spitzen Winkel in der sagittalen Richtung (meist innerhalb der Grenzen 45—100°), der übrigens auch innerhalb der Familien, namentlich bei Stegano-

1) Hinsichtlich des Weiteren verweise ich auf die Untersuchungen zur Morphol. u. Systematik der Vögel, 1888, p. 1439 bis 1518.

podes, Tubinares, Fulicariae und Columbae erheblich differiert; mit der Rückbildung des Flugvermögens wird derselbe stumpfer und kann sich selbst einem gestreckten nähern [90—105° bei Ocydromus, Notornis und Stringops, 106° bei Didus, 130° bei Diaphorapteryx (ANDREWS) und Hesperornis (MARSH), 122—150° bei Apteryx (T. J. PARKER), 135—140° bei den Casuarii, 140—145° bei Rhea [1]) und 150—160° bei Struthio]. Daraus resultiert, daß hinsichtlich der Größe dieses Winkels eine scharfe Grenze zwischen den sog. Carinaten und sog. Ratiten nicht gezogen werden kann.

An der Grenze von Scapula und Coracoid befindet sich distal die Gelenkhöhle für den Humerus, die bei Carinaten entsprechend der hohen Ausbildung des Humerus von beträchtlicher Dimension ist, bei den Ratiten mit der zunehmenden Rückbildung dieses Knochens sich erheblich verkleinern kann, aber, soweit jetzt bekannt, niemals ganz verschwindet [2]).

Die Scapula (*Sc*) [3]) der Vögel bildet einen schlanken, von vorn nach hinten erstreckten, schwertförmigen Knochen und unterscheidet sich dadurch von derjenigen der meisten Reptilien; bei den Cheloniern, namentlich aber den Dinosauriern und Patagiosauriern finden sich jedoch in den Dimensionen einige Anklänge an ihr Verhalten. In der Regel ist sie länger, aber dünner und schmäler als das Coracoid und kann sich bei guter Ausbildung bis in die Nähe des vorderen Beckenrandes erstrecken; bei den Spheniscidae erreicht sie die Breite des Coracoids. Ihr hinterer, dem Suprascapulare der Reptilien entsprechender, aber in der Regel wenig von dem vorderen abgesetzter Abschnitt läuft meist gerade aus, kann aber auch mehr oder minder stark nach unten gekrümmt sein (fast krummstabartig bei den Picidae). Am vorderen Ende trägt die Scapula der Carinaten das Acromion (Proc. clavicularis, *Acrom*) [4]), welches in wechselnder Weise mit

1) Bei Rhea liegen besondere Verhältnisse vor (vergl. Untersuchungen etc., 1888, p. 738).

2) Bei Dinornis früher vermißt (woraus auch auf vollkommene Reduktion des Flügels geschlossen wurde), von H. O. FORBES (1892) aber daselbst angegeben.

3) Scapula, Omoplata der Autoren.

4) Proc. internus: TIEDEMANN, BONSDORFF, SABATIER. — Proc. furcularis, Tuberositas furcularis: TIEDEMANN, MEURSINGE, MILNE-EDWARDS, SELENKA, DAMES. — Acromion, Acromial process, Acromialfortsatz: L'HERMINIER, OWEN, GEGENBAUR, HUXLEY, W. K. PARKER, ALIX, SABATIER, WATSON, FÜRBRINGER, HOLMGREN, T. J. PARKER, NEWTON-GADOW, MARSHALL, ANDREWS. — Proc. anterior internus:

der Clavicula verbunden ist; bei den Ratiten und Hesperornis ist dasselbe zurückgebildet. Der distal an die Gelenkhöhle für den Humerus anschließende postglenoidale Teil der Scapula kann gleich hinter dieser Gelenkfläche eine unbedeutende Einengung (Collum scapulae) zeigen.

Der ventrale Abschnitt des primären Brustgürtels, das Coracoid (*Cor*)[1]), erstreckt sich von der Verbindung mit der Scapula in schräg gehender Richtung nach hinten und innen bis zur Verbindung mit dem vorderen Abschnitt des Sternums und bildet sonach mit dem der Gegenseite einen Winkel, der bei den meisten Carinaten ein spitzer, bis zu 55°, betragender ist, bei den größeren Tubinares und den Ratiten aber successive bis zum rechten und selbst darüber (Apteryx) ansteigt. Beide Coracoide sind dabei an ihrem medio-caudalen Ende bald mehr oder minder weit entfernt, bald treffen sie sich in der Mittellinie und können dabei auch miteinander verwachsen (Fregata, Opisthocomus), bald greifen sie nach Art der Lacertilier übereinander über (am meisten bei Ichthyornis, den Ardeidae und Musophagidae); in diesem Falle liegt das rechte Coracoid in der Regel ventral unter dem linken, während das entgegengesetzte Verhalten nur ausnahmsweise (individuell bei Dromaeus) beobachtet wurde; auch eine ungleiche Breite des rechten und linken Coracoids an dem sternalen Artikulationsrande wurde gefunden (Bayer 1885)[2]).

Das vollständigste, am meisten an dasjenige gewisser Lacertilier (ganz entfernt auch an dasjenige der Chelonier) erinnernde Coracoid besitzt Struthio. Dasselbe bildet eine breite, durch ein mit Membran bekleidetes Fenster, Fenestra coracoidea[3]), durchbrochene Platte; der caudo-laterale Hauptteil desselben entspricht dem Coracoid s. str.[4]), die etwas schmälere rostro-

---

d'Alton. — Spina scapulae: Thuet. — Tuberosité principale: Milne-Edwards. — Proc. coracoideus: Bonsdorff. — Mesoscapula: W. K. Parker.

1) Clavicula: ältere Autoren; von den neueren Burmeister, Mäklin, Bonsdorff, Lavocat 1883 (!). — Préischion: de Blainville, Alix. — Os acromio-claviculare: Mayer (1859). — Coracoid: meiste Autoren seit Cuvier (1817). — Obex: Sundevall.

2) Ueber alle diese Verhältnisse vergl. namentlich Bayer (1886, p. 266 f.).

3) Trou obturateur: L'Herminier, Sabatier. — Eiförmiges Loch: Pfeiffer. — Coraco-clavicular foramen: Rolleston. — Fenestra coracoidea: Fürbringer.

4) Coracoid der Autoren.

Digitized by Google

mediale Spange dem Procoracoid [1]) der Lacertilier. Aehnliche Verhältnisse scheinen auch gewisse Arten resp. Individuen von Apteryx darzubieten [2]).

Bei allen anderen Vögeln [3]) zeigt das Procoracoid unter successiver Umbildung in Ligament und unter zunehmender Reduktion seines Knochenteiles alle Grade der Rückbildung von einem leidlich oder schwach entwickelten Proc. procoracoideus (*Pc, Pcor*) [3]), der im ersteren Falle mit der Clavicula verbunden sein kann, bis zum vollkommenen Schwunde desselben; die hier bei vielen Vögeln, namentlich bei Ratiten dafür vikariierenden Bindegewebszüge können vielleicht als Membrana procoracoidea (epicoracoidea) bezeichnet werden, wobei allerdings erst die Vorfrage zu erledigen ist, ob sie wirkliche Abkömmlinge des degenerierten Procoracoids (T. J. Parker) oder erst an dessen Stelle tretende, ihm aber ursprünglich fremde Gebilde darstellen. Der

---

1) Furcula, Clavicula: viele ältere Autoren, auch Owen und Stannius. — Acromion: Cuvier, Owen, Alix. — Teil des Coracoids: meiste neuere Autoren.

2) Auch Apteryx kann bei gewissen Arten resp. Individuen eine förmliche Fensterbildung ähnlich Struthio aufweisen (T. J. Parker 1891, 1892, Beddard); ebenso bei Rhea (vergl. Untersuchungen, 1888, p. 38, Anm. 2). Es ist nicht unwahrscheinlich, aber noch nicht ausgemacht, daß hier primitive Zustände wie bei Struthio oder vielleicht Rückschlagbildungen vorliegen. Doch ist auch sekundäre Rarefizierung der Skeletteile mit Fensterbildung nicht ausgeschlossen. Diese Verhältnisse sind zusammen mit denen von Struthio an einem ausgiebigen embryonalen Materiale zu untersuchen, ehe eine Entscheidung der Frage möglich ist.

3) Bei den Ratiten ähnlich wie die vordere Spange von Struthio (vergl. Anm. 1) bezeichnet. Bei den Carinaten als Processus internus von Meckel, Lucider, Selenka; Scapular process von Owen, Huxley; Subclavicular process, Apophysis subclavicularis von Huxley, Milne-Edwards, Marsh, Dames; Mesocoracoid process von Parker, Murie; Tuberositas acromialis claviculae von Bonsdorff; Apophyse supérieure interne von Alix; Procoracoid, Procoracoidal process, Precoracoidal process von Gegenbaur, Sabatier, Fürbringer, Meyer, Holmgren, T. J. Parker, Newton-Gadow, Andrews, Pycraft; Subscapular process von Marsh, Lamellar process von Watson aufgeführt. — Die successive Rückbildung dieses Proc. procoracoideus ist auch ontogenetisch nachgewiesen worden, so namentlich bei Apteryx (T. J. Parker) und Opisthocomus (W. K. Parker), wo derselbe bei Embryonen noch eine recht ansehnliche Ausbildung, bei ausgeschlüpften und älteren Tieren eine beträchtliche Reduktion darbietet.

Digitized by Google

Hauptteil, das eigentliche Coracoid (*Cor*), tritt dem procoracoidalen Fortsatz gegenüber um so mehr in den Vordergrund und bildet im Vergleich zu der Scapula, mit der er die meist ansehnliche Gelenkhöhle für den Humerus bildet, den umfangreicheren Bestandteil des primären Schultergürtels. Bei den Carinaten besitzt es an seinem vorderen Ende das Acrocoracoid (*Ac, Acroc*)[1]), welches der Hauptträger der Clavicula ist und den mächtigsten Fortsatz des Brustgürtels bildet; auch bei den Carinaten mit mehr oder minder reduzierter Clavicula bleibt es in der Regel noch erhalten[2]), bei den Ratiten hingegen zeigt es sich fast ganz (Rhea, Apteryx) oder vollständig (meiste Ratiten) rückgebildet. Archaeopteryx besaß dasselbe in mäßiger Entfaltung. Mit Acromion und Clavicula bildet das Acrocoracoid den Canalis s. Sulcus supracoracoideus (Foramen triosseum, *S. spc.* Fig. 239)[3]) für

---

1) Unterer Höcker: Meckel. — Apophyse antérieure, inférieure et interne: Cuvier. — Oberer Höcker: Tiedemann. — Tuberositas furcularis: Tiedemann, Nitzsch, Bernstein, Selenka, Lühder, Dames. — Oberer äußerer Fortsatz: Meckel. — Extrémité antérieure: L'Herminier. — Tête du coracoïdien, Head of the Coracoid, Kopf: L'Herminier, W. K. Parker, Milne-Edwards, Shufeldt, Dames. — Vorderer und innerer Fortsatz: Schöpss. — Clavicular process: Owen, Huxley, Alix, Gervais, Sabatier. — Proc. coraco-scapularis claviculae: Bonsdorff, Shufeldt. — Tubérosité préglénoïdienne: Sabatier. — Acrocoracoid, Acrocoracoid process: Fürbringer, Gadow, T. J. Parker, Holmgren, T. W. Parker, Newton-Gadow, Gegenbaur, Andrews, Pycraft. — Spina coracoidea: Fürbringer, Holmgren.

2) Das Arocoracoid repräsentiert ein die Crista sterni an Bedeutung und Konstanz noch übertreffendes Differentialmerkmal zwischen Carinaten und Ratiten, indem mehrere Carinaten mit ganz erheblich oder vollständig rückgebildeter Crista sterni noch ein gut ausgebildetes Acrocoracoid aufweisen. Man kann daher die Carinaten als Acrocoracoideae und die Ratiten als Platycoracoideae bezeichnen und gegenüberstellen (Fürbringer 1888). Gleichwohl ist auch hier die Grenze zwischen beiden keine ganz scharfe, indem Aptornis und Phororhacos ein ungemein reduziertes (nach Andrews vollkommen fehlendes) Acrocoracoid aufweisen, unter den Ratiten aber namentlich Rhea eine Spina coracoidea (Acrocoracoid, *Sp. cor*) darbietet, die, wenngleich sehr gering entfaltet, doch erkennen läßt, daß sie ein besser entwickeltes Acrocoracoid als Vorläufer hatte.

3) Foramen triosseum: Jäger, Selenka, Lühder, de Man, Fürbringer, Holmgren. — Trou sus-glénoïdien: Alix. — Tendinal canal: Shufeldt. — Canalis supracoracoideus, Sulcus supracoracoideus: Fürbringer, Holmgren.

Digitized by Google

den Insertionsteil des Musc. supracoracoideus (pectoralis II)[1]). Caudalwärts wird das Coracoid breiter, aber schwächer und verbindet sich hinten mit zugeschärftem, überknorpeltem Rande (Crista articularis sternalis) mit der entsprechenden Gelenkincisur des Sternums[2]). Neben diesem Gelenkende findet sich am lateralen Rande des Coracoids ein verschieden, im ganzen aber mäßig entwickelter Proc. lateralis posterior s. sterno-coracoideus[3]); bei höherer Ausbildung wird die von ihm und dem lateralen Rande des Coracoidkörpers gebildete Einbuchtung durch die Membrana paracoracoidea ausgefüllt. Ein Foramen supracoracoideum[4]) für den Nervus supracoracoideus durchbohrt bei zahlreichen Vögeln das Coracoid, und zwar findet sich dasselbe bald nahe der Mitte seiner Breite (Casuarius, Dromaeus, Aepy-

1) Bei hoher hakenförmiger Ausbildung des Acrocoracoids nimmt das Coracoid sehr ausgiebig an seiner Umwandung Anteil; so namentlich bei gewissen Macrochires (Lucas 1893).

2) Unter Umständen (Opisthocomus, Aptornis defossor) kann an Stelle des sterno-coracoidalen Gelenkes auch eine partielle Synostose sich ausbilden. Bei Opisthocomus steht dieselbe zu der sterno-furcularen Synostose (s. p. 307, Anm. 1) in Korrelation, bei Aptornis defossor mag sie mit der hochgradigen Reduktion und Gebrauchsunfähigkeit des Schultergürtels und des Flügels zusammenhängen.

3) Tuberculum laterale, Processus lateralis: Tiedemann, Bernstein, Meursinge, Andrews, Pycraft. — Apophyse externe: L'Herminier. — Proc. inferior s. externus: d'Alton, Alix. — Outer angle: Owen. — Apophyse hyosternale, Hyosternal process: Milne-Edwards, Oustalet, Andrews. — Epicoracacoid, Epicoracoid process: W. K. Parker, Murie. — Apophyse angulaire postérieure externe: Alix. — Proc. lateralis posterior s. sterno-coracoideus: Fürbringer, Meyer, Holmgren.

4) Trou vasculaire: L'Herminier, Owen, Alix. — Trou vasculo-nerveux ou coracoïdien, Foramen coracoideum: Beddard. — Subclavicular foramen: Marsh, Newton-Gadow. — Foramen supracoracoideum, Supracoracoidal foramen: Fürbringer, Holmgren, Meyer, T. J. Parker, Newton-Gadow, Andrews, Pycraft. — Der Meinung von Beddard (1898), daß dieses Loch vielleicht die Grenze zwischen Procoracoid und Coracoid bilde, kann ich nicht folgen; wie bei den meisten Reptilien, wo es vorkommt, repräsentiert es eine dem eigentlichen Coracoid zukommende Bildung und rückt erst bei dessen Verschmälerung durch Rückbildung seiner medialen (dem Procoracoid zugewandten, dasselbe aber nicht repräsentierenden, sondern specifisch coracoidalen) Spange an den Innenrand des Coracoids resp. in den Bereich der medial daran anschließenden Membran.

Digitized by Google

ornis, Apteryx, Hesperornis, einige Impennes, Aramus, Psophia, einzelne Rallidae, Gypogeranus, meiste Strigidae, Leptosomus, Musophaga), bald im medialen Bereiche desselben (Rhea, Apteryx, Ichthyornithidae, viele Impennes, Alcidae, Tubinares, Laridae, Pelecanus, Cnemiornis, Palamedea, Phoenicopterus, Plataleidae, meiste Limicolae, Rallidae, viele Accipitres, Macrochires); bei einigen Vögeln (Rhea, mehrere Impennes, Colymbus ind., Otis, einige Accipitres) tritt der Nerv durch eine Incisur am medialen Rande des Coracoids; bei den meisten Carinaten durch die Membrana coraco-clavicularis, ohne am Coracoid eine merkbare Spur aufzuweisen. Bei Struthio tritt er durch die Fenestra coracoidea.

Die den sekundären Brustgürtel repräsentierende Clavicula (*Cl*)[1]) bildet bei guter Ausbildung bei den Carinaten einen mit dem der Gegenseite verschmolzenen U- oder V-förmigen unpaaren Knochen, die sog. Furcula[1]). Die beiden Schenkel derselben beginnen vorn von dem Anfange des Coracoids und der Scapula, wo sie stets mit dem Acrocoracoid, oft auch mit dem Acromion und dem Proc. procoracoideus verbunden sind, und konvergieren nach hinten und unten, um mit ihrem caudalen mittleren Verbindungsstück in der Regel vor der Mittellinie des Sternums resp. der Crista sterni zu enden; bei jüngeren Tieren findet sich hier nicht selten ein separater Apophysenkern [Hypocleidium[2]) der Autoren]. Die Lage und Entfernung des hinteren

1) Furcula, Furculum, Os bifurcatum: meiste Autoren; als Nicht-Homologon der menschlichen Clavicula von den älteren Anatomen und unter den neueren von Burmeister, Mäklin, Bonsdorff und Lavocat (Coracoid!) aufgeführt. — Os coraco-claviculare: Mayer. — Homologon der menschlichen Clavicula: seit Cuvier (1817) fast alle Autoren. — Pseudoclavicula: Fatio. — Die Clavicula erscheint als reiner Deckknochen auf einer teils bindegewebigen, teils knorpeligen Grundlage (letztere von Gegenbaur, W. K. Parker, Zehntner und mir nachgewiesen, von Götte abgeleugnet), indem an ihrem vorderen und hinteren Ende, wie es scheint, aber nicht bei allen Vögeln, kleine Knorpelstreifen (Knorpelstückchen) dem rinnenförmigen Deckknochen als Grundlage dienen und von ihm umwachsen werden. W. K. Parker und Gegenbaur sind geneigt (letzter aber mit einer gewissen Reserve), in diesen Knorpelelementen Abkömmlinge des Procoracoids zu erblicken.

2) Dieses hintere Endstück ist nach W. K. Parker's Vorgange von verschiedenen Autoren der Interclavicula (Episternum) verglichen worden, wogegen insbesondere Lindsay und Gadow Einspruch erhoben haben. Gleich Gegenbaur und der Mehrzahl der neueren Autoren stimme ich diesen beiden letzteren

Endes der Furcula von dem Sternum wechselt außerordentlich: Opisthocomus und die Galli, bei denen dasselbe um einige Wirbellängen von der Crista sterni abliegen kann, bilden das eine, die Tubinares, Steganopodes, Podica, Pelargi und Herodii, Psophia und die Gruidae, Striges, Gypogeranus, Cuculus und die Bucerotidae, wo es derselben direkt aufsitzt, das andere Extrem; bei mehreren Vertretern der letzteren Kategorie verbinden sich Furcula und Crista sterni selbst durch Synostose [1]). Die Spannung der Furcula, die Art ihrer Krümmung (V-förmig, parabolisch, U-förmig, sphärisch) und die Stärke ihrer Aeste ist ungemeinen Variierungen unterworfen [2]); die besten Flieger sind durch weitgespannte, kräftige Furculae, die schlechteren durch schmale V-förmige gekennzeichnet. Je nach der Ausbildung der Verbindung mit dem Acromion (Lig. acromio-claviculare, zu dem auch noch ein Lig. scapulo-claviculare dorsale hinzukommen kann) und Acrocoracoid (Lig. acrocoraco-claviculare) zeigt die Clavicula (Furcula) an ihrem vorderen Ende mehr oder minder entwickelte Fortsatzbildungen, einen Proc. acromialis und einen Proc. acrocoracoideus, wodurch dieses vordere Ende verbreitert wird, häufig auch eine zweizipfelige Bildung gewinnt (Epicleidium) [3]), von da steigt die Clavicula unter Konvergenz mit der der Gegenseite in ventrodistaler Richtung nach abwärts und hinten und verbindet sich schließlich am distalen Ende mit der Gegenseite zur Furcula. Man kann den mit dem Acrocoracoid verbundenen Teil der Clavicula als acrocoracoidalen, das dorsal von dieser Verbindung ge-

---

bei und vermag auch in diesem spät und in Existenz und Histogenese recht variabel auftretenden Knochenkern nicht mehr als eine sekundäre, accessorische Ossifikation zu erblicken (Hypocleidium).

1) Bei Opisthocomus synostosiert das Ende der Furcula nicht mit der Crista sterni, sondern mit der Spina sterni und der präcristalen Sternalfläche.

2) Das wechselnde Verhalten dieser Beziehungen wird nicht nur von der Funktion beherrscht, sondern hat auch eine gewisse systematische Bedeutung, die aber mit Vorsicht zu beurteilen ist. Ganz nahe und gleich große Verwandte können sich hier nicht unwesentlich unterscheiden (z. B. Palamedea mit V-förmiger, Chauna mit U-förmiger Furcula, cf. Mitchell 1895).

3) Elargissement triangulaire: L'Herminier. — Epicladium: Nitzsch. — Ossiculum triangulare: Bernstein. — Hammerförmige Erweiterung des oberen Endes: Burmeister. — Epicleidium: Huxley, Fürbringer. — Dreieckige Endplatte: Lühder.

legene Anfangsstück als supracoracoidalen, das ventral davon befindliche Hauptstück als subcoracoidalen Abschnitt der Clavicula bezeichnen. Das caudale Ende der Furcula trägt häufig einen verschieden gut ausgebildeten unpaaren Fortsatz in Gestalt einer bald mehr distalwärts (Gypogeranus, namentlich Galli, Opisthocomus), bald mehr dorsalwärts (Passeres) gerichteten sagittalen Knochenlamelle, den Proc. interclavicularis posterior (Hypocleidium)[1]), dem sich bei einigen Vögeln (namentlich bei Podica und den Herodii) noch ein kleinerer, nach vorn gerichteter Fortsatz zugesellen kann. Durch Aufnahme von Schlingen der Trachea kann dieses hintere Ende in eine becherförmige Blase umgewandelt werden (Guttera). — Nicht selten tritt die Furcula in Rückbildung, wobei der Reduktionsprozeß hinten beginnt und zur Lösung der beiden Claviculae führt (Hesperornis, Cnemiornis, einzelne Columbae, viele Psittaci, mehrere Striges, Musophagidae, Bucerotidae, Capitonidae, Rhamphastidae), die sich bei weiterer Verkümmerung zu einem immer kürzer werdenden Knochenstück (viele Psittaci, Atrichia), welches dem Acrocoracoid anliegt und auch mit demselben verwachsen kann, verkleinern und schließlich gänzlich schwinden (Mesites, einige Psittaci). An Stelle der rückgebildeten Skeletelemente findet sich gewöhnlich ein sehniger Faserzug (Lig. claviculare). Bei den Ratiten existieren claviculare Rudimente in mäßiger Verkümmerung bei Dromaeus, in weiter gegangener Reduktion bei Casuarius; bei Struthio, Rhea, Aepyornis, Dinornis und Apteryx ist die Clavicula völlig reduziert.

Von den Brustbeinbildungen der Vögel zeigt das primäre Brustbein, das Sternum, eine die homologe Bildung bei den Reptilien übertreffende Entfaltung, während das sekundäre Brustbein, das Episternum, nicht mehr als besonderer Skeletteil wahrzunehmen ist, vielleicht überhaupt gänzlich fehlt.

---

1) Lame: Cuvier. — Spitze, Apex: Tiedemann, Meursinge, Bernstein. — Manubrium, Griff, Stiel: Nitzsch, Burmeister. — Apophyse recurrente: de Blainville. — Tuberculum interfurculare, Proc. interfurcularis: Bonsdorff, Lcider. — Processus, Apophyse: Owen, Alix, Gadow. — Unterer unpaarer Fortsatz, Median process, Vertical process, Median furcular apophysis: Stannius, Huxley, Murie, Forbes, Shufeldt, Watson, Lindsay. — Interclavicle, Interclavicular process: Parker, Murie, Alix. — Descending process: Murie. — Symphysial process: Forbes. — Hypocleidium s. Processus interclavicularis (posterior, dorsalis, anterior): Fürbringer, Gadow, Newton-Gadow, Pycraft, Beddard.

Das Sternum (*St*)[1]) übertrifft an Größe und Ausdehnung alle Knochen des Schultergürtels und repräsentiert einen der am meisten charakteristischen Knochen des Vogelskelets. Neben seiner bedeutenden Ausdehnung ist es bei den fliegenden Vögeln namentlich die mit der mächtigen Entfaltung der Brustmuskeln Hand in Hand gehende Ausbildung der medianen, ventralwärts sich von der Sternalfläche erhebenden Crista s. Carina sterni (*Cr. st*)[2]), welche ihm gegenüber dem Brustbein der Reptilien[3]) eine Besonderheit verleiht und seit Alters als Differentialmerkmal zwischen fliegenden resp. in jüngerer Zeit erst fluglos gewordenen und zwischen nicht fliegenden Vögeln, Carinaten (Tropidosterniens) und Ratiten (Homalosterniens), benutzt worden ist. Wie bereits oben (p. 304 Anm. 2) angegeben, kommt aber die differentialdiagnostische Bedeutung der Crista sterni nicht derjenigen des Acrocoracoids gleich. Mit der Rückbildung der Flugfähigkeit wird auch die Crista bei vielen Carinaten mehr oder minder reduziert; bei den Ratiten ist sie meist mehr oder minder vollkommen verkümmert, kann aber in sehr merkbaren Andeutungen noch bei einigen Vertretern derselben (Rhea und Apteryx, namentlich bei Embryonen der letzteren [T. J. Parker] etc.) beobachtet werden[4]). Mit der Ausbildung der Crista koincidiert eine Wölbung des Brustbeines, welche dessen Außenfläche konvex hervortreten läßt und meistens bei großen und guten Fliegern am besten entwickelt ist; auch unter den Ratiten fehlt dieselbe nicht und bietet bei Struthio, Rhea und den Casuarii eine ganz gute Ausbildung dar. Gewisse Abteilungen unter den Carinaten und Ratiten zeigen dieselbe sehr wenig oder kaum entwickelt und nähern sich

---

1) Sternum der Autoren. — Costales Sternum: Götte, Hoffmann.

2) Crista, Crête, Kamm: Mehrzahl der Autoren nach dem Vorgange von Vicq d'Azyr. — Carina, Carène, Kiel: zahlreiche Autoren nach Wiedemann's Vorgange. — Leiste, Ridge: Meckel, Shufeldt. — Brechet: L'Herminier, Milne-Edwards, Alix. — Crista als Homologon des Episternums: Carus, Götte, Wiedersheim.

3) Unter den Reptilien zeigen auch die flugfähigen Patagiosaurier (Pterosaurier) eine Crista sterni.

4) Protuberantia, Intumescentia sterni der Autoren. — Streng genommen, sind Spuren der Crista bei allen Ratiten mit gewölbtem Sternum erkennbar; dieselben treten aber sehr gegen die Wölbung zurück. Letztere mag, zum Teil wenigstens, in ihrer Genese mit einer ursprünglich bei den frühen Vorfahren vorhandenen Flugfähigkeit zusammenhängen.

Digitized by Google

damit (insbesondere bei völlig reduzierter Crista) den reptilienartigen Verhältnissen.

Am Vogelsternum kann man einen vorderen, mit Coracoid und Rippen verbundenen und einen hinteren, frei in die Bauchwand auslaufenden Teil unterscheiden; ersterer wurde von mir (1888) im Anschlusse an die von W. K. Parker gegebene Nomenklatur als Costosternum, letzterer als Xiphosternum bezeichnet. Diese beiden Teile sind aber keine separaten, einem metamerisch gesonderten Entstehungsprozesse wie bei den meisten Reptilien ihre Genese verdankenden Abschnitte des Brustbeines, sondern ineinander übergehende Regionen, wobei das Xiphosternum wahrscheinlich nur durch ein ungewöhnlich weit nach hinten gehendes sekundäres Wachstum des caudalen Teiles des Costosternums (Prosternum resp. Mesosternum) entstanden zu denken ist [1]). Doch bestimmt das Xiphosternum namentlich da, wo es mehr in die Fläche entwickelt ist als das Costosternum, die allgemeine Gestalt des Brustbeines.

Das Costosternum [2]) trägt an seinem vorderen (rostralen) Rande die beiden Coracoide, welche sich hier in eine rechte und linke Gelenkfurche des Sternums, Sulci articulares coracoidei [3]), einfügen. Beide Furchen zeigen eine schräge, lateralwärts und nach hinten (latero-caudal) gerichtete Lage und werden außen und innen durch ein Labrum externum und internum

---

1) Namentlich Gegenbaur (1898) hebt die Verschiedenheit der Genese des echten Xiphisternums der Reptilien und des sog. Xiphisternums (W. K. Parker) der Vögel hervor. Daß bei den höher stehenden Abteilungen der Vögel das Xiphosternum nur das hintere Ende des vorderen Sternums repräsentiert und eine in Korrelation zur Brustmuskulatur in ungewöhnlich großem Maße in die Fläche ausgedehnte Bildung derselben darstellt, leuchtet ein; bei den tieferen Vögeln ist aber die Frage, ob es lediglich eine mesosternale Differenzierung repräsentiert oder doch ursprünglich metasternale (xiphosternale) Elemente auch in sich enthält, sehr schwer zu beantworten. Die Verhältnisse bei den Ratiten können hierbei nicht als entscheidende Momente dienen, weil es sich bei diesen zu einem großen Teile um sekundäre Rückbildungen handelt. Aber auch die einzelnen, von W. K. Parker und seinen Nachfolgern besonders bezeichneten Knochenkerne haben vorwiegend eine funktionelle Bedeutung und sagen über die Phylogenese dieses Teiles nichts aus.

2) Costal sternum: Lindsay.

3) Gelenkfurchen für das Coracoid, Coracoid grooves, Gouttières coracoïdiennes, Facettes coracoïdiennes, Rainures coracoïdiennes, Coracoid gutters etc. der Autoren.

begrenzt. Das zwischen ihnen befindliche mediane Stück des vorderen Sternalrandes hängt in seiner Ausdehnung zum Teil von der Entfaltung dieser Furchen ab; bei schmaler, aber guter Entwickelung trägt es nicht selten unpaare Vorragungen, Spinae sterni (*Sp. st*)[1]), die auch zweizipfelig auslaufen können und zu der Membrana sterno-coraco-clavicularis, auch zu den Mm. supracoracoideus und subcoracoideus in Beziehung stehen. Häufiger ist eine äußere Spina externa entwickelt (namentlich bei Gruidae, Galli, einigen Psittaci, Musophagidae, Todidae, Halcyoniformes und Pico-Passeres), etwas seltener eine Spina interna (Mesites, Hemipodius, Crypturi, Galli, Columbae, einzelne Accipitres, Halcyoniformes); da, wo beide vorkommen, verschmelzen sie in der Regel an ihrer Spitze zu einer Spina communis (Galli, Upupidae, Meropidae). Durch Rückbildung der Coracoide und der hier befindlichen Muskulatur wird der Raum zwischen den Sulci articulares coracoidei (Spatium intercoracoideum) breiter und läßt die Spinae vermissen; nicht selten kommt es dann bei fluglosen Vögeln selbst zu einer mehr oder minder ausgeprägten Incisura intercoracoidea (Rhea, Aepyornis, Apteryx, Aptornis, Notornis, Didus etc.)

Die Zahl der mit dem Costosternum verbundenen Rippen (*C. st*)[2]) schwankt zwischen 2 und 9; die geringste Anzahl (2)

---

1) Spina sternalis, Spina sterni: Nitzsch, Selenka, Fürbringer, Meyer, Newton-Gadow, Pycraft. — Episternum, Episternal process: Geoffroy St. Hilaire, Owen, Eyton, Blanchard, W. K. Parker, Milne-Edwards, Alix. — Manubrium: Bernstein, Forbes, Shufeldt, Meyer, Mivart, Beddard. — Apophyse médiane antérieure, Median anterior sternal apophysis: Blanchard (der auch ganz richtig eine Ap. externe und interne unterscheidet), Lindsay. — Rostrum, Rostral process: Huxley, W. K. Parker, Murie, Nilsson, Newton-Gadow, Beddard. — Apophyse antérieure, vorderer Fortsatz: Blanchard, Magnus. — Die Spina externa (Inferior rostrum Parker) und Sp. interna werden namentlich von Blanchard, Parker, Fürbringer, Newton-Gadow, Pycraft unterschieden.

2) Die Nomenklatur der hier in Frage kommenden Rippen ist eine sehr wechselnde. Ich habe (Untersuchungen etc., 1888) die Rippen der Vögel in cervicale, dorsale und präsacrale unterschieden, wobei ich die erste mit dem Sternum verbundene Rippe als erste sternale resp. dorsale, die vor ihr liegenden als cervicale sensu latiori (mit den Unterabteilungen der cervicalen sensu strictiori und der cervico-dorsalen, je nachdem dieselben mit den zugehörigen Wirbeln synostotisch oder beweglich verbunden sind) bezeichnete. Dorsale Rippen sind von der 1. Sternalrippe an alle mit dorsalen (d. h. vor dem Sacrum sensu lat. gelegenen)

Digitized by Google

findet sich bei dem dinornithiden Subgenus Pachyornis (elephantopus, maximus), die größte (9) bei Cygnus. Hierbei sind mäßige Variierungen der Zahl von 1—2, auch individueller Natur, ganz gewöhnlich zu beobachten; größere Differenzen (von 1—3) finden sich auch nicht selten (so bei den Dinornithidae 2—4, bei den Ardeidae und Columbae 3—5, bei den Fulicariae 5—7, bei den Palamedeidae 6—8 Rippen etc)[1]). Noch größer ist die

---

Wirbeln verbundenen Rippen, wobei die das Sternum erreichenden als sternale, die darauf folgenden, das Sternum nicht erreichenden Rippen als poststernale definiert werden können; präsacrale Rippen werden durch die von dem vorderen Abschnitt des Sacrums ausgehenden Rippen repräsentiert. Jede einigermaßen gut ausgebildete Rippe besteht aus zwei beweglich miteinander verbundenen Stücken, einem dorsalen Vertebrocostale, einem ventralen Sternocostale; die Vertebrocostalien tragen bei der überwiegenden Mehrzahl der Vögel an mehr oder minder vielen Rippen Processus uncinati, zwischen welchen und den zugehörigen Rippenkörpern Membranae triangulares ausgespannt sind. — Die Wirbel der Vögel, welche für den Ursprung mehrerer Schultermuskeln in Frage kommen, ordnete ich entsprechend den Rippen in 1) cervicale sens. lat., 2) dorsale (thorakale), 3) sacrale sens. lat. und 4) caudale Wirbel, wobei ich zugleich 1) bei den cervicalen s. lat. 1a) cervicale s. strict. und 1b) cervico-dorsale Wirbel, 3) bei den sacralen s. lat. 3a) präsacrale [α) dorsale, β) dorso-lumbale und γ) lumbale], 3b) acetabulare s. sacrale s. str., 3c) postsacrale und 4) bei den caudalen 4a) freie caudale Wirbel und 4b) das Pygostyl unterschied. — T. J. Parker (1891) hat danach das durch Verwachsung der sacralen Wirbel s. lat. (3) gebildete Skeletstück mit dem glücklichen Namen Synsacrum und die es komponierenden Wirbel als synsacrale (mit den Huxley'schen Unterabteilungen der lumbaren, sacralen und caudalen Wirbel) bezeichnet und die auf das Synsacrum folgenden (4) als postsynsacrale (mit den Unterabteilungen der freien caudalen und des Pygostyls; ihm folgt in der Hauptsache Pycraft 1898). — Mivart (1895) giebt im Anschluß an seine frühere Nomenklatur (1872—74) entsprechende Verteilungen, wobei er die postsacralen Wirbel (3c) als uro-sacrale bezeichnet. — Garbowski (1896) unterscheidet bei den cervicalen Wirbeln (1) die beiden Unterabteilungen der rippenlosen (1. und 2. Halswirbel) und der rippentragenden (gleichviel ob diese fest [1a] oder beweglich [1b] verbundene Rippen haben) und schließt sich in der Abgrenzung der thorakalen, sacralen s. lat. (synsacralen) und caudalen Region im wesentlichen mir an. Auch auf die Abhandlung von W. K. Parker (1888) sei noch verwiesen.

1) Hinsichtlich der Details verweise ich gleichfalls auf die Untersuchungen etc., 1888, besonders auf die Tabellen XXI—XXIII derselben.

Variabilität in der metamerischen Lage dieser Rippen, indem die costo-sternale Rippe dem 11. oder 12. bis 26. Wirbel angehören kann; innerhalb dieser Extreme — 11. oder 12. bei Archaeopteryx, 26. bei mehreren Arten von Cygnus — bieten die Vögel alle möglichen Uebergange dar, wobei die kurzhalsigeren (brachytrachelen) Formen (mit 13—15 Cervicalwirbeln) namentlich von den Colymbidae, den meisten Accipitres, einzelnen Steganopodes (Phaethon, Fregata), den Tubinares, Impennes, der überwiegenden Mehrzahl der Laro-Limicolae, den Cariamidae, Fulicariae und Hemipodiidae, den weitaus meisten Colymbiformes, den Psittaci und Coracornithes, die langhalsigeren (dolichotrachelen) Formen (mit 16—25 Cervicalwirbeln) von den sogenannten Ratiten, den Palamedeae, Anseres, Podicipedidae, Phoenicopteri, Pelargo-Herodii, einigen größeren Accipitres, den meisten Steganopodes, einigen Limicolae (Parridae, Oedicnemidae, Otididae), den meisten Gruiformes, Mesites, den Crypturi und den Galliformes repräsentiert werden. Hierbei sind die Abteilungen der Pelargo-Herodii, Accipitres und Steganopodes, vor allem aber der Anseres durch große Differenzen der Halslängen ihrer verschiedenen Vertreter gekennzeichnet (bei den 3 ersteren betragen dieselben 4—6, bei den letzteren bis 11 Wirbel)[1]. Wie ich früher (1875, 1879, 1888, 1900) dargethan, erklären sich diese Differenzen durch eine successive caudalwärts gerichtete Wanderung der vorderen Extremität und Schultergürtel und Brustbein längs der Wirbelsäule, nicht aber durch die Annahme einer Intercalation von Wirbeln in den Halsbereich[2]. Die Gelenkflächen für die Rippen, Processus

---

1) Vergl. namentlich Tabelle XXII der Untersuchungen etc., 1888, p. 778, 779.

2) Wie ich früher (1900, p. 545 f.) hervorgehoben, nehmen die Vögel mit dieser progressiven, caudalwärts gerichteten Wanderung ihrer vorderen Extremität unter den Sauropsiden eine extreme Stellung ein, die nur noch von den Sauropterygiern, insbesondere Plesiosauriern übertroffen wird, welche es bekanntlich bis zu einer Halslänge von 72 Cervicalwirbeln bringen können. Archaeopteryx mit 10—11 Halswirbeln zeigt gegenüber den wahrscheinlich Ausgang gebenden Protosauropsiden (mit vermutlich 8 Cervicalwirbeln) eine progressive Wanderung der vorderen Extremität um 2—3 Wirbel, welche bei den anderen Vögeln Zahlen von 5—17 erreicht. Ob die brachytrachelen Vögel (s. oben) stets die mehr primitiven Stadien der Wanderung gegenüber den dolichotrachelen repräsentieren, ist zur Zeit nicht sicher zu entscheiden; manche Instanzen, so auch gewisse ontogenetische Verhältnisse, machen

articulares costales, finden sich immer am lateralen Rande des Costosternums.

An der lateralen vorderen Ecke des Costosternums ist die sternale Fläche meist zu einem verschieden entwickelten Fortsatz, Proc. lateralis anterior s. praecostalis (*Pr.ba.st*)[1]), ausgezogen, der bei den verschiedenen Vögeln sehr ungleich entwickelt ist, auch für die Unterscheidung gewisser Abteilungen systematisch verwertet wurde (z. B. Dinornithidae). Seine Größe und Richtung hängt auch zum Teil von der Ausbildung des M. sterno-coracoideus ab, dessen Stelle in der Regel durch eine Vertiefung an der Außenfläche dieses Fortsatzes, die Impressio sterno-coracoidea, welche sich von der übrigen Brustbeinfläche durch die Linea sterno-coracoidea abgrenzt, gekennzeichnet ist.

Das sog. Xiphosternum[2]) zeigt in seiner Ausdehnung gegenüber dem Costosternum, in seinem hinteren und seitlichen Umriß und in seiner geweblichen Gliederung (knöcherne und membranöse Bestandteile) ungemein große und dabei zugleich für die meisten Vogelabteilungen typische und charakteristische Ver-

---

wahrscheinlich, daß bei den am höchsten stehenden Coracornithes der kürzere Hals zum Teil durch eine sekundäre regressive, rostralwärts gehende Wanderung aus einem ursprünglich ein wenig wirbelreicheren hervorging.

1) Apophyse claviculaire: Vicq d'Azyr. — Vorderer Seitenfortsatz, Proc. lateralis anticus, Proc. lateralis anterior, Anterior lateral process, Antero-lateral process, Apophyse latérale antérieure, Angle latéro-antérieur: Wiedemann, Tiedemann, L'Herminier, de Blainville, Jacquemin, Meursinge, Blanchard, Velten, Ulrich, Selenka, Lücider, de Man, Gadow, Liden, Ringius, Lindsay, Fürbringer, Holmgren, T. J. Parker, Newton-Gadow, Beddard, Pycraft. — Oberer Seitenfortsatz, Proc. lateralis superior: Nitzsch, Meckel, d'Alton, Magnus. — Vorderer und äußerer Vorsprung, Anterior external process, Apophyse antérieure externe: Schöpss, Alix, Gervais, Pycraft. — Costal process, Proc. costalis, Costal angle: Owen, Stannius, Gurlt, Bernstein, Huxley, W. K. Parker, Murie, Forbes, Marsh, Watson, Mivart, Gegenbaur. — Ohrförmiger Fortsatz: Burmeister. — Apophyse hyosternale, Hyosternum, Hyosternal process, Angle hyosternal: Milne-Edwards, Oustalet. — Proc. praecostalis, Precostal process: Fürbringer, W. K. Parker, Holmgren, Meyer. — Proc. sterno-coracoideus: Fürbringer, Holmgren, Meyer.

2) Hinsichtlich der geringen Bedeutung des Xiphosternums als bloßes Appendix des Costosternums verweise ich nochmals auf p. 310, Anm. 1.

schiedenheiten; es wird damit zu einem hervorragend wichtigen und seit alters vielfach benutzten Differentialmerkmal für die Unterscheidung der größeren und kleineren Gruppen der Vögel. Eine nur geringe Ausdehnung ($^1/_4$—$^2/_5$ der gesamten sternalen Länge) kennzeichnet Aepyornis[1]), viele Anseres, einige Pelargo-Herodii (z. B. Mycteria, Balaeniceps), mehrere große Accipitres (Sarcorhamphus, Gypogeranus), die meisten Steganopodes, Diomedea, eine größere ($^3/_5$—$^3/_4$ der gesamten sternalen Länge) Rhea, Dromaeus, gewisse Dinornithidae, die Colymbidae, Plotus, die Impennes, Alcidae, einige Limicolae, die Eurypygae, die meisten Fulicariae, die überwiegende Mehrzahl der Galliformes (exkl. Opisthocomus) und Columbiformes, einige Striges und zahlreiche Coracornithes, eine außerordentlich große ($^3/_4$ — $^9/_{10}$ der gesamten sternalen Länge) gewisse Dinornithidae (Pachyornis), Rhinochetus Mesites, Hemipodius, gewisse Galli und Columbae, Colius, mehrere Pico-Passeres und vor Allen die Crypturi; hierbei kann es durch den Ausfall einer sternalen Rippenverbindung auch zu weitgehenden individuellen und antimeren Schwankungen kommen. Hinsichtlich des lateralen und hinteren Umrisses des Xiphosternums können rhomboidale oder ovale (namentlich bei den Casuarii, Galli, Columbae), rektanguläre (überwiegende Mehrzahl der Vögel) und furkate (Dinornithidae, Palamedeae, Podicipedidae, Heliornithidae, meiste Steganopodes und Fulicariae) mit allen möglichen Uebergängen unterschieden werden[2]). Die gewebliche Gliederung des Xiphosternums führt zu einem partiellen Ersatze durch periostale Membranen, welche entweder geschlossene Fensterbildungen (Fenestrae) oder hinten geöffnete Incisuren (Semifenestrae s. Incisurae obturatae) ausfüllen (Membranae intertrabeculares); die zwischen ihnen ausgesparten Knochenbalken, Trabeculae, sind von den Autoren nicht sehr glücklich als Fortsatzbildungen (Processus) bezeichnet worden[3]). Die Brust-

1) Das Brustbein von Aepyornis, welches hinsichtlich seines hinteren Umrisses eine Zwischenform zwischen dem rektangulären und furkaten Sternum bildet, ist zugleich durch seine ungemeine Kürze gekennzeichnet (Andrews).

2) Hinsichtlich des Details verweise ich auf die Untersuchungen etc., 1888.

3) Bei den lebenden Vögeln ist allenthalben da, wo diese Trabeculae typisch entwickelt sind, ihre Verbindung durch Membranae intertrabeculares nachweisbar. In gewissen Fällen, bei weitgehenden reduktiven Umwandlungen (gewisse Fulicariae, Apteryx) können diese Membranen sekundär sich verkürzen und dann kann

beine können je nach dem Fehlen oder Vorhandensein, nach der Anordnung und Zahl dieser Fenster und Halbfenster als Sterna imperforata, Sterna uni- und bifenestrata, Sterna uni-, bi-, tri- und quadri-incisa [1]) unterschieden werden; die Trabeculae lassen sich, wenn die höchste Zahl derselben vorhanden ist, als Trabecula mediana, intermedia, lateralis und ultralateralis unterscheiden [2]). Auch diese Verhältnisse zeigen einen großen, aber systematisch wohl charakterisierten und darum bedeutsamen Wechsel [3]), hinsichtlich welches auf die Untersuchungen 1888 und auf die zahlreichen systematisch-osteologischen Arbeiten der Autoren verwiesen sei.

Von sonstigen Konfigurationen des Sternums mögen noch folgende hervorgehoben werden: Planum postpectorale (*Pl. pp. St*), der hintere, nicht vom Ursprung des M. pectoralis eingenommene Teil der Sternalfläche; Linea interpectoralis sterni (*L. ip. St*) und cristae (*L. ip. cr*) [resp. Lineae m. supracoracoidei], die Grenzlinie zwischen den Ursprüngen der Mm. pectoralis und supracoracoideus (pectoralis II) an Sternalfläche und Sternalkamm; ferner das Lig. sterno-coracoideum laterale, welches die vordere laterale Ecke des Brustbeines mit dem Coracoid verbindet; Membrana parasternalis, die aus der parasternalen Fascie hervorgegangene Bindegewebshaut am lateralen Sternalrande.

Ein selbständiges Episternum fehlt, wie bereits hervorgehoben, den Vögeln. Homologe dieser den meisten Reptilien zukommenden sekundären Sternalbildung sind von verschiedenen Autoren bald in der Crista sterni oder Spina sterni, bald in dem Sternum, Clavicula und Coracoid verbindenden ausgebreiteten liga-

---

allerdings die Erscheinung zur Ausbildung kommen, daß die Trabeculae mit ihren Enden als wirkliche Fortsätze in die Weichteile des Bauches hineinragen. Möglicherweise war das in noch größerer Ausdehnung bei den Dinornithidae, über deren bezügliche Weichteile wir keine Kenntnis besitzen, der Fall. Immerhin geben diese vereinzelten Ausnahmen nicht das Recht, die Trabeculae schlechtweg als „Processus" zu bezeichnen.

1) Die bezüglichen Zahlen beziehen sich auf jede Hälfte des Sternums; ein Sternum unifenestratum hat rechts und links 1 Fenster (also 1 Fensterpaar), ein St. bifenestratum 2 Fensterpaare u. s. f.

2) Bezüglich der sehr reichen Nomenklatur, welche sich an alle diese Gebilde des Xiphosternums knüpft, verweise ich auf die Untersuchungen etc., 1888.

3) Daß auch hier namentlich bei in Rückbildung des Brustschulterapparates begriffenen Vögeln (Fulicariae, Apteryges etc.) eine große und individuelle Variierung zur Beobachtung kommt, ist wiederholt von den Autoren betont worden.

mentösen Apparate (Membrana sterno-coraco-clavicularis), bald in dem separaten Knochenkern des Hypocleidium erblickt worden. Von diesen Gebilden sind Crista und Spina sterni nach Lage und Genese als knorpelig präformierte Fortsätze des Sternums sofort auszuscheiden [1]); auch die namentlich von HARTING als Episternum angesprochene membranöse Ausbreitung kann vor einer genaueren und kritischen Betrachtung der thatsächlichen Verhältnisse nicht bestehen (GEGENBAUR, FÜRBRINGER). Es bleibt somit höchstens die namentlich von W. K. PARKER aufgestellte Homologie des Hypocleidium mit dem Episternum als diskutabel bestehen; aber auch sie besitzt, wie namentlich durch LINDSAY, GADOW und GEGENBAUR gezeigt wurde, nur sehr geringe Wahrscheinlichkeiten: ganz abgesesen von der noch keineswegs endgiltig gelösten Frage hinsichtlich der Histogenese des bezüglichen Knochenkernes (ob enchondral oder dermal), erweist sich auch das späte und variable Auftreten desselben keineswegs diesem Vergleiche günstig und läßt eher an einen mit der sekundären Ausbildung des Hypocleidium erst in Erscheinung getretenen accessorischen Epiphysenkern der Clavicula denken. Bei unserer jetzigen Kenntnis halte ich die Nichtexistenz des Episternums (Interclavicula) bei den Vögeln als das weitaus Wahrscheinlichste; daß ein solches den frühesten sauropsiden Vorfahren derselben zukam und dann im Laufe der mächtigen Umwandlungen, welche der Brustschulterapparat der Vögel erlitt, verloren gegangen ist, dürfte gewichtige Gründe für sich haben.

Parasternale Gebilde sind den früheren Vorfahren der Vögel als Zeichen ihrer sauropsiden Natur gleichfalls zugekommen; Archaeopteryx weist Rudimente davon in Gestalt von 12—13 Paar feinen lateralen Knochenstäbchen noch auf. Bei den Kreidevögeln

---

1) Der alte Homologisierungsversuch der Crista sterni mit dem Episternum ist in den Jahren 1878 und 1879 von GÖTTE und HOFFMANN in modifizierter Weise, unter Beschränkung auf die ventrale Bandbekleidung (Perichondrium resp. Periost) der Crista, wieder aufgenommen worden. Ich habe mich in den Untersuchungen 1888, p. 175 f., auch gegen diese modifizierte Homologisierung ausgesprochen.

2) Auch diese Homologisierung von HARTING ist im letzten Dezennium (HECTOR 1894) wieder aufgenommen worden; HECTOR tritt auf Grund der partiellen Ossifikation der oben genannten Membran bei Stringops für ihre Wahrscheinlichkeit ein. Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, um eine derartige Begründung als nicht stichhaltig zu erklären.

und allen ihnen folgenden Vögeln ist dieser Apparat, soweit bekannt, spurlos abhanden gekommen.

Dagegen ist der oben erwähnte ligamentöse Apparat zwischen Sternum, Coracoid und Clavicula, die Membrana sterno-coraco-clavicularis (*Mb. st. c. cl., Mb. c. cl.*), namentlich als ausgedehnte Ursprungsfläche für verschiedene Schultermuskeln (s. den myologischen Abschnitt) von hervorragender topographischer Bedeutung. Crista sterni und hinteres Ende der Furcula verbindet das sehr wechselnd ausgebildete Lig. cristo-claviculare (*Lg. cr. cl.*). Ein anderer an der Innenfläche des Schultergürtels ausgespannter Apparat, der sich brückenartig vom Vorderrande des Sternums nach der Symphysis coraco-scapularis ausspannt, das Lig. sterno-coraco-scapulare (*Lg. st. sc.*), dient gewöhnlich der Sehne des M. anconaeus coracoideus (s. diesen) als Ursprungsstelle.

Der Humerus (*H*) der Vögel zeigt entsprechend der mächtigen Ausbildung der mit ihm verbundenen Muskulatur und den hohen Anforderungen an seine Leistungsfähigkeit bei der Mehrzahl der Carinaten eine Entwickelung, welche diejenige der meisten Reptilien erheblich übertrifft und auch von derjenigen bei den meisten Säugetieren nicht erreicht wird[2]). Einfachere Verhältnisse infolge von Rückbildung bieten die fluglosen Vögel (namentlich gewisse Fulicariae und die sogenannten Ratiten) dar. Durch die Rückbildung der Flugmuskulatur kommt es hier zur mehr oder minder weit gehenden Reduktion der Muskelfortsätze und zu einer Verkleinerung des Humerus wie des ganzen Flügels, welche bei Aepyornis und Dinornis sehr geringe Maße erreicht; doch scheint der Humerus keinem bekannten Vogel zu fehlen[3]).

---

1) Humerus, Brachium der Autoren.

2) In der Längenentwickelung des Humerus erreichen die Vögel Maße, hinter welchen auch die längsten Humeri der Reptilien und Säugetiere erheblich zurückbleiben; in der Ausbildung der Muskelfortsätze dagegen nehmen es nur gewisse Vögel, wie die Macrochires, mit den Theromorphen, Dinosauriern und Patagiosauriern unter den Reptilien, den Monotremen, gewissen Edentaten und Insectivoren unter den Mammalia auf.

3) Bei Aepyornis beschreibt und bildet Andrews (1896) einen kleinen Knochen als mutmaßlichen Humerus ab, dessen Natur als Humerus von Aepyornis auch mir sehr wahrscheinlich ist. Seine genaue Länge in Dorsalwirbeleinheiten ist nicht anzugeben, da jener Abhandlung die Beschreibung dieser Wirbel fehlt. Bei den Dinornithidae ist meines Wissens bisher noch kein Humerus gefunden worden, doch kann über seine Existenz nach dem Nachweis

Die Längendimension des Humerus der Vögel bietet außerordentliche Differenzen dar; zwischen den Extremen von ca. 1 (vielleicht Aepyornis und Dinornis) bis über 21 Dorsalwirbellängen (Diomedea) zeigen sich alle Größen vertreten. Der Humerus von Archaeopteryx weist etwa 9 Dorsalwirbellängen auf; diese Länge entspricht ungefähr den größten Maßen, welche bei den Reptilien erreicht werden (Dinosaurier mit einer Humeruslänge von 6—8, Patagiosaurier mit einer solchen von 7—10 DWL.). Relativ kürzere Humeri (1—9 DWL.) zeigen die Ratiten (Aepyornis, Dinornis, Casuarius, Dromaeus, Apteryx mit ca. 1—$3^1/_2$, Struthio und Rhea mit 7—$7^1/_2$), einzelne Anseres (Cnemiornis mit ca. 5, Mergus mit 8—9), Hesperornis (6), die Impennes ($4^1/_2$—6), die Parridae (8), die Cariamidae (8—$8^1/_2$), die meisten Fulicariae (6—9), die Crypturi (8), die meisten Galliformes (6—9, worunter Opisthocomus mit 6—7), die Columbiformes (4—8, worunter Didus mit 4), die Psittaci (7—8) und die Mehrzahl des Coracornithes ($3^1/_2$—9, worunter die Macrochires mit $3^1/_2$—$4^1/_2$), relativ längere (9—$21^1/_2$ DWL.), die Palamedeae (14), die meisten Anseres (9—$14^1/_3$, worunter Cygnus mit $13^1/_2$—$14^1/_3$), die Colymbidae und Podicipedidae (beide ca. 11), die Pelargo-Herodii (9—$12^1/_2$), die Accipitres (9—$13^1/_2$, worunter die größeren mit den längsten Humeri), die Steganopodes 11—16, worunter Fregata mit $15^1/_2$—16), die Tubinares (13—$21^1/_2$, worunter Diomedea mit 20—$21^1/_2$), die Mehrzahl der Laro-Limicolae (9—14, worunter die Alcidae mit 9—11, die Laridae mit 11—14, die Otides mit 13—$13^1/_2$), die meisten Grues (9—12), einzelne Fulicariae (z. B. Fulica mit 10—11), vereinzelte Galli (z. B. Megacephalon, Pavo, Tetrao mit 9—$9^1/_2$), die Coraciae (9—10), die Caprimulgi (9—12) und einzelne andere Coracornithes (z. B. Momotus, Dacelo mit 10—11). Aus dieser Uebersicht folgt, daß große Leistungsfähigkeit im Fluge bald mit sehr kurzen (aber dann zugleich mit hochentwickelten Muskelfortsätzen versehenen) Humeri (Macrochires), bald mit erheblich langen (aber einfacher konturierten) Humeri (Palamedeae, große Anseres, Accipitres, Steganopodes und Tubinares) einhergeht, — im ersteren Falle große Kraftleistung, im letzteren außerordentlich feine Ausnützung aller Vorteile, welche ein muskelschwacher, aber kompliziert gebauter Flügel in der Wechsel-

---

einer humeralen Gelenkfläche am Schultergürtel (H. O. Forbes 1892) kaum Zweifel bestehen. Daß ihn alle Dinornithidae besaßen, ist wahrscheinlich, aber zur Zeit nicht sicher zu behaupten.

wirkung mit der Außenwelt gewinnen kann[1]). Die reduzierten Humeri der sogenannten Ratiten sondern sich ziemlich scharf in die beiden Gruppen der longihumeralen (Struthiones Rheae) mit mäßig verkürztem und der brevihumeralen (Casuarii, Aepyornithes, Dinornithes, Apteryges) mit stark verkürztem Humerus (und Flügel) und legen den Schluß nahe, daß erstere von alten Carinaten mit sehr langen, letztere von solchen mit kürzeren Flügeln abstammen.

Bei guter Ausbildung repräsentiert der Humerus einen meist langen und schlanken, in geringem Grade doppelt gekrümmten und torquierten Knochen, der proximal mit ellipsoider Gelenkfläche, Caput articulare (*Cp. H*), in die von Scapula und Coracoid gebildete Pfanne (Cavitas articularis) einlenkt und distal mit Radius (*R*) und Ulna (*U*) verbunden ist. Sein proximaler Bereich ist durch den sehr ansehnlichen bis mächtigen, schon bei Archaeopteryx gut entwickelten (s. auch Pycraft 1896) Processus lateralis (*Pr. l. H, Pr. lat. H*)[2]) ausgezeichnet, der mit dem kräftigen, aber nur mäßig prominierenden Tuberculum laterale (*T. l H, Tb. l. H*)[3]) beginnt und sich in die mehr

---

1) Die Ausbildung dieser Verhältnisse ist auch ontogenetisch zum Teil verfolgbar. Ueber die relativen Größenverhältnisse des Humerus der Cypseliden gegenüber den Knochen des Vorderarmes und der Hand und seine sonstigen Beziehungen während der Entwickelung macht Zehntner (1890) gute Mitteilungen.

2) Grosse tubérosité, Greater tuberosity, Great tuberosity: Cuvier, Vicq d'Azyr, Rolleston, Perrin, Shufeldt. — Crête externe: Cuvier. — Vorderer Knorren, Vordere Leiste: Nitzsch, Meckel, Stannius. — Obere Leiste, Upper crest, Superior crest: Schöpss, Owen, Coues. — Tuberculum externum s. inferius: Thuet. — Radial crest (greater tuberosity and pectoral and deltoidal ridge): Owen, Marsh. — Crista: Jäger. — Tubérosité externe (trochiter): Alix, Sabatier. — Tubérosité antérieure: Gervais et Alix. — Tubérosité radiale: Oustalet. — Oblique ridge: Watson. — Trochanter externus: Dames. — Processus lateralis: Fürbringer.

3) Oberer Höcker, Tuberculum superius: Wiedemann, Tiedemann, Schöpss, Gurlt, Meursinge, Magnus, Selenka. — Oberes Ende der Leiste, Tuberculum cristae: Meckel, Jäger, de Man. — Aeußerer Höcker, Tuberculum externum, Tubercle externe, Outer tuberosity, Trochanter externe: Meckel, Thuet, Pfeiffer, Owen, Gervais et Alix, Milne-Edwards. — Tuberculum minus: Mayer. — Condyle supérieur: Jacquemin. — Great tuberculum, Tuberculum majus, Great tuberosity: Macalister, Haughton, Rolleston, Owen, Magnus, de Man. — Radial tuberosity, tubérosité radial: Owen, Oustalet. — Top of the pectoral ridge, Articular facet on the great summit of the great tuberosity, tubercle supérieur de la

oder minder lange, zu einem scharfen Kamme erhobene Crista lateralis (*Cr. l. H*) [1]) fortsetzt, und den kürzeren und mehr proximal vorspringenden Processus medialis (*Pr. m. H*) [2]), an dem gleichfalls ein (ansehnlicheres) Tuberculum mediale (*T. m. H*, *Tb. m. H*) [3]) und eine (schwächere) Crista medialis

---

crête pectorale: Haughton, Perrin, Alix, Sabatier. — Ectotuberosity: Owen. — Tubérosité antérieure: Gervais et Alix. — Tubercle (depression) for the insertion (tendon) of the Pectoralis II: Forbes, Watson. — Lesser tuberosity: Weldon. — Tuberculum laterale: Fürbringer.

1) Große Hervorragung: Wiedemann. — Crête supérieure, Crista superior, Obere Leiste, Obere Spina: Cuvier, Meckel, d'Alton, Schöpss, Selenka, Newton-Gadow. — Crête externe, Aeußere Leiste: Cuvier, Alix. — Crista tuberculi superioris, Leiste des oberen Höckers: Tiedemann, Schöpss, Nitzsch, Meursinge, Selenka. — Leiste, Crista, Humeral crest, Ridge: Meckel, Nitzsch, Giebel, Meursinge, Jäger, Forbes. — Spina tuberculi minoris: Mayer. — Spina tuberculi externi: Perrin. — Deltoid ridge, Deltoid crest, Crête deltoïdienne: Haughton, Huxley, Gervais et Alix, Sabatier, Weldon, Beddard, Mitchell. — Pectoral ridge, Crête pectorale, Crista pectoralis, Pectoral lamina: Haughton, Owen, Eyton, Milne-Edwards, Alix, W. K. Parker, Garrod, Oustalet, Sabatier, Forbes, Dames, Shufeldt, Andrews, Pycraft. — Delto-pectoral ridge, Crête pectoro-deltoïdienne: Owen, Perrin, Gervais et Alix, Sabatier, Pycraft. — Spina tuberculi superioris: Magnus. — Crista lateralis: Rüdinger, Fürbringer. — Crista tuberculi majoris: de Man. — Crête trochitérienne: Sabatier. — Radial crest: Shufeldt.

2) Face interne de la tête humérale, Crête interne, Innere Leiste: Vicq d'Azyr, Cuvier, Stannius. — Crête inférieure, Lower crest, Inferior crest, Crista inferior: Cuvier, Owen, Coues, Newton-Gadow, Pycraft. — Innere und obere Leiste: Schopss. — Hintere Leiste, Tubérosité postérieure: Stannius, Gervais et Alix. — Ulnar crest: Owen, Marsh, Shufeldt. — Processus medialis: Fürbringer. — Lesser tuberosity: Shufeldt.

3) Petite tuberosité, Tuber minor, Tuberculum minus, Lesser tuberosity, Petit trochanter, Lesser trochanter: Cuvier, van Hasselt und Kuhl, Owen, Haughton, Rüdinger, Alix, Forbes. — Trochin: Cuvier, Alix, Sabatier. — Unterer Höcker, Tuberculum inferius, Apophyse sur le bord inférieur: Wiedemann, Tiedemann, Schöpss, Heusinger, Meursinge, Jacquemin, Magnus, Selenka, Newton-Gadow. — Innerer Höcker, Tuberculum internum, Condylus internus, Inner tuberosity, Tubérosité interne, Ento-tuberosity: Meckel, Mayer, Owen, Macalister, Perrin, Milne-Edwards, Alix, Oustalet, Sabatier. — Oberer Höcker: Gurlt. — Tuberculum majus, Great tuberosity: Pfeiffer, Weldon. — Ulnar tuberosity: Owen, Macalister, Perrin, Shufeldt. — Anterior tuberosity, Vorderer Höcker:

(*Cr. m. H*)[1]) unterschieden werden kann; das Tuberculum mediale gewinnt durch die distal von ihm gelegene Fossa pneumo-anconaea (*F. pn*)[2]) eine besondere relative Erhebung und läßt als speziellere, durch die Muskulatur bedingte Gebilde den Apex tuberculi medialis, sowie ein Crus laterale und mediale erkennen[3]). Zwischen beiden Processus liegt an der ventralen Seite des Humerus das Planum intertuberculare s. bicipitale, welches mitunter eine flache Vertiefung für den M. coraco-brachialis anterior (Impressio coraco-brachialis) aufweist. Dorsal ist der Humerus gewölbt und zeigt häufig ein oder zwei Rauhigkeiten (Eminentia m. latissimi posterioris und Linea m. lat. anterioris) für die beiden Mm. latissimi dorsi[3]).

Das Mittelstück des Humerus, in welches sich gewöhnlich die Crista lateralis und die Lineae latissimi dorsi verschieden weit fortsetzen, bildet in der Regel einen stumpf dreikantigen, mitunter aber auch deprimierten (Columbae, Galli, viele Coccygomorphae) oder komprimierten (Impennes, Alcidae) Schaft. Auch kommt hier vereinzelt (Macrochires) eine Furche für den N. radialis zur Beobachtung.

Der distale Abschnitt des Humerus endet mit den eigentümlich gebildeten Gelenkflächen für den Radius und die Ulna, Condylus (Trochlea) radialis[4]) und Condylus (Trochlea)

Owen, Klemm, Gadow. — Medialer Höcker, Tuberculum mediale: Rüdinger, Fürbringer. — Tubérosité postérieure: Gervais et Alix. — Tuberculum medianum: Newton-Gadow.

1) Crête interne: Milne-Edwards. — Crista medialis: Fürbringer. — Ulnar crest: Shufeldt. — Crista inferior: Newton-Gadow, Pycraft.

2) Fosse profonde, Grube, Subcircular fossa, Deep circular excavation: Cuvier, Tiedemann, Shufeldt, Watson. — Apertura acustica: d'Alton. — Trou pneumatique, Luftloch, Foramen pneumaticum, Fossa pneumatica, Trou aërien, Cavité aërienne, Fossa aërea, Fossette aërienne, Luftsinus: Jacquemin, Klemm, Owen, Selenka, Weldon, Marsh, Alix, Gervais et Alix, Rüdinger. — Fosse sous-trochantérienne, Depression sous-trochantérienne, Fossa subtrochanterica: Milne-Edwards, Oustalet, Newton-Gadow, Pycraft. — Infracapitular fossa: Forbes. — Fossa pneumo-anconaea: Fürbringer.

3) Ueber das Detail dieser Bildungen vergl. Untersuchungen etc., 1888, p. 208 f.

4) Aeußere Gelenkfläche, Aeußere Erhabenheit, Condyle inférieur externe, Outer condyle: Tiedemann, Meckel, Gervais et Alix, Newton-Gadow etc. — Condyle: Jacquemin, Alix. — Radial articular surface, Tubercle for the radial articulation, Condyle ra-

ulnaris[1]) und besitzt die seitlich vorspringenden Epicondylen für die Streck- und Beugemuskulatur des Vorderarms, den Epicondylus radialis (lateralis) (*Epc. r*)[2]) und Epicond. ulnaris (medialis) (*Epc. u*)[3]); ein oberster Teil des radialen Epicondylus ist bei vielen Vögeln, namentlich mit hochausgebildetem M. deltoides major und propatagialis, als kräftiger Proc. supracondyloideus lateralis[4]) entfaltet; in der Hauptsache dient er dem M. brachio-radialis s. supinator (Extensor metacarpi radialis der Autoren) als Ursprungshöcker. Eine schwache ventrale Vertiefung über dem Endstück kennzeichnet die Stelle des Beginnes des M. brachialis inferior.

---

diale, Facette radiale, Condylus radialis, Trochlea radialis: Owen, Coues, Milne-Edwards, Alix, Fürbringer, Dames, Newton-Gadow, Andrews. — Capitellum: Forbes.

1) Innere Gelenkfläche, Innere Erhabenheit, Inneres Gelenk der Trochlea, Condyle inférieur interne, Inner condyle: Tiedemann, Meckel, Selenka, Gervais et Alix, Newton-Gadow etc. — Tubercle for the ulnar articulation, Ulnar articular surface, Condyle cubital, Facette cubital, Condylus ulnaris, Trochlea ulnaris: Coues, Owen, Milne-Edwards, Alix, Fürbringer, Newton-Gadow, Andrews.

2) Épicondyle: Cuvier, Milne-Edwards, Alix, Oustalet. — Oberer Gelenkknorren, Condylus superior: Tiedemann, Meckel, Meursinge. — Aeußerer Gelenkknorren, Condylus externus, External condyle, Outer condyle, Aeußerer unterer Knorren, Tuberculum externum: Tiedemann, Meckel, Schöpss, Meursinge, Sundevall, Rüdinger, Forbes, Shufeldt, Weldon, Klemm, Selenka. — Condylus extensorius: Rüdinger. — Condyle radial, Epicondylus radialis: Oustalet, Fürbringer. — Ectocondyloid process, Ectepicondylar process: Shufeldt, Newton-Gadow, Pycraft.

3) Épitrochlée: Cuvier, Milne-Edwards, Alix, Oustalet. — Unterer Gelenkknorren, Condylus inferior: Tiedemann, Meckel, Meursinge. — Innerer Gelenkknorren, Condylus internus, Internal condyle, Tuberculum internum: Tiedemann, Meckel, Meursinge, Rüdinger, Selenka, Forbes, Shufeldt, Weldon. — Innerer unterer Knorren: Klemm. — Condylus flexorius: Rüdinger. — Epicondylus ulnaris: Fürbringer. — Entepicondylar process: Newton-Gadow, Pycraft.

4) Ectocondyloid process: Owen, Marsh. — Tubérosité sus-épicondylienne, Apophyse sus-épicondylienne, Supracondyloid process, Supracondylar process, Saillie sus-épicondylienne, Proc. supracondyloideus lateralis: Milne-Edwards, Alix, Oustalet, Forbes, Fürbringer. — Supinator spine: Huxley. — Tubercle supérieure de l'épicondyle, Fortsatz des äußeren unteren Gelenkknorrens, Tubercule supérieur et antérieur de l'épicondyle, Ridge above the outer condyle: Alix, Ulrich, Gervais et Alix, Weldon. — Apophyse crochue: Reinhardt. — Ecto-epicondylar process: Owen.

Digitized by Google

Kanäle für den N. radialis und N. medianus (Can. ectepicondyloideus und C. entepicondyloideus) fehlen den Vögeln wie den Archosauriern und gewissen Lacertiliern in der Regel; doch findet sich bei hochgradiger Entwickelung des Humerus in die Breite ein Sulcus nervi radialis (Macrochires, s. p. 322), welcher, der gleichnamigen Bildung der Reptilien homolog, doch eine erst sekundär bei diesen höheren Vögeln wieder erworbene Konfiguration darstellt; auch bei Casuarius wird eine solche durch ein Band zum Kanal verschlossene Furche für den Nervus radialis als individueller Befund angegeben (Meckel cf. Untersuchungen 1888, p. 214) und hat hier zufolge der tieferen Stellung dieses Ratiten eine höhere Bedeutung.

Bei Reduktion der Flugfähigkeit sind alle diese Konfigurationen des Humerus schwächer ausgebildet und werden selbst z. T. vermißt.

Ein hochentwickeltes Schultergelenk, das ellipsoide Gelenkflächen aufweist, aber nach Art einer Arthrodie fungiert, verbindet den Humerus mit Scapula und Coracoid [1]); zu dem kompliziert gebauten Kapselbande kommen noch eine Anzahl Verstärkungsbänder hinzu, von denen als für die Muskulatur bedeutsam die Ligg. acrocoraco-humerale und scapulo-humerale laterale erwähnt sein mögen. Die Kapsel zeigt namentlich zu der Sehne des M. supracoracoideus (pectoralis II.) in Beziehung stehende Verdünnungen und Durchbrechungen, sowie partielle Verdickungen mit Verknorpelungen und Verknöcherungen (Fibrocartilago resp. Os sesamoideum humero-capsulare), welche für den Ursprung des M. deltoides major von Bedeutung sind.

Auch das Ellenbogengelenk, welches eine eigentümliche Kombination von Trocho-Ginglymus und Schiebegelenk (olisthetischer Trocho-Ginglymus) [2]) bildet, kann durch Vermittelung der Endsehne des M. anconaeus sesamoide Verdickungen tragen, in der Regel eine (seltener [Impennes] zwei) Patella (fibrocartilaginea aut ssea) ulnaris (resp. Patella ulnaris lateralis und medialis).

Bei den großen Carinaten ist Schultergürtel, Brustbein und Humerus in hohem Grade pneumatisch, ein Verhalten, das

1) Bezüglich der näheren Details über das Schultergelenk verweise ich auf die Untersuchungen 1888, p. 221—231.

2) Auch hinsichtlich dieses schon seit alter Zeit in seiner Funktion gekannten, dann aber von Bergmann, Strauss-Dürkheim, Wyman, Alix, mir u. A. genauer beschriebenen Mechanismus verweise ich auf die Untersuchungen 1888, p. 215—218.

auch bei Archosauriern (gewissen Dinosauriern, Patagiosauriern) zur Beobachtung kommt und von einigen Autoren zur Begründung speziellerer Verwandtschaften zwischen Vögeln und diesen Reptilien benutzt wurde. Ich konnte dieser Begründung nicht zustimmen (vergl. Brustschulterapparat 1900, p. 656—660 und 666—668). Die Ratiten und die kleinen Vögel zeigen einen geringeren Luftgehalt des Skeletsystemes, die kleinsten Vögel selbst annähernd luftleere Knochen. Ueber die funktionelle Bedeutung dieser Pneumaticität und ihrer verschiedenen Verteilung bei den größeren und kleineren Vögeln habe ich mich bereits früher (1888 und 1900) ausführlich geäußert [1]).

---

§ 18.

Nerven für die Schultermuskeln[2]).

(Vergl. Taf. XVIII, Fig. 180—197, sowie Taf. XIX—XXII [3]).)

Litteratur [4]).

Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 1. éd., II, p. 234, p. 266. Paris 1805.

Tiedemann, Fr., Zoologie II. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810. (Notiz über d. N. accessorius und Pl. brachialis nach Untersuchung einiger einheimischen Vögel.)

---

1) Vergleiche insbesondere Untersuchungen 1888, p. 1021 f. und 1630 f. und Brustschulterapparat 1900, p. 656 f. und 666 f.

2) Zur eigenen Untersuchung dienten: Struthiones: Struthio camelus. — Rheae: Rhea americana. — Casuarii: Casuarius galeatus. — Anseres: Tadorna cornuta, Casarca rutila, Fuligula marila, Bernicla brenta, Anser cinereus (11 Exemplare), Cereopsis novae hollandiae, Cygnus atratus. — Colymbo-Podicipedes: Colymbus arcticus, Podiceps cornutus. — Phoenicopteri: Phoenicopterus ruber. — Pelargo-Herodii: Ciconia alba, Threskiornis religiosa. — Accipitres: Gypogeranus serpentarius, Pandion haliaëtos, Uraëtos audax, Tinnunculus alaudarius, Buteo vulgaris (2 Ex.), Nisus communis. — Steganopodes: Phalacrocorax carbo, Pelecanus rufescens. — Tubinares: Fulmarus glacialis, Puffinus obscurus. — Impennes: Spheniscus demersus. — Laro-Limicolae: Alca torda (2 Ex.), Larus marinus, Rissoa tridactyla, Chroicocephalus ridibundus, Charadrius pluvialis, Numenius phaeopus. — Otides: Otis tarda. — Grues:

Digitized by Google

Meckel, J. Fr., Beiträge zur Anatomie des indischen Casuars. Meckel's Arch. f. Anat. u. Phys., Leipzig 1832, p. 356. (Plexus brachialis von Casuarius, Struthio, Spheniscus, Otis.)

Swan, J., Illustrations of the Comparative Anatomy of the Nervous System, London 1835, p. 98 f. (Pl. br. von Cygnus.)

Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 3. éd., I, Bruxelles 1836, p. 486, p. 497. (N. accessorius und Pl. br. von Anas, Ciconia, Gallus, Aquila, Corvus.)

Thuet, M. J., Disquisitiones anatomicae psittacorum. Diss. inaug. Turici 1838, p. 31 f. (Pl. br. einiger Papageien.)

Marbach, W., De nervis spinalibus avium nonnullarum. Diss. inaug. Wratislaviae 1840. (Genaue Beschreibung des Plexus unserer einheimischen Vögel.)

Grus canadensis, Chunga Burmeisteri. — Fulicariae: Eulabeornis philippensis. — Hemipodii: Hemipodius pugnax. — Apteryges: Apteryx australis. — Crypturi: Crypturus noctivagus. — Galli: Talegalla Lathami, Argus giganteus, Gallus domesticus (3 Ex.), Numida meleagris. — Opisthocomi: Opisthocomus cristatus. — Columbae: Goura coronata (2 Ex.), Columba livia var. domestica (5 Ex.). — Psittaci: Chrysotis autumnalis, Psittacus erithacus. — Coccyges: Corythaix persa, Cuculus canorus (2 Ex.). — Pici: Megalaema australis, Rhamphastus piscivorus, Picus medius, Gecinus viridis. — Passeres: Urocissa sinensis, Corvus corone, Garrulus glandarius (4 Ex.), Prosthemadera novae zeelandiae, Turdus pilaris. — Macrochires: Cypselus apus (2 Ex.). — Trogones: Harpactes temminki. — Halcyones: Pelargopsis javana. — Bucerotes: Buceros convexus, Bucorvus abyssinicus. — Meropes: Merops apiaster. — Todi: Momotus brasiliensis, Todus dominicensis. — Coraciae: Eurystomus orientalis. — Caprimulgi: Caprimulgus europaeus (2 Ex.), Podargus humeralis, P. cuvieri. — Striges: Ketupa javanensis, Glaucidium passerinum, Syrnium aluco, Bubo maximus, Otus vulgaris. — Von diesen Abteilungen wurden die Struthiones, Rheae, Casuarii und Apteryges in der folgenden Beschreibung des öfteren mit dem alten Sammelnamen „Ratiten", die übrigen Gentes als „Carinaten" zusammengefaßt. Die Gentes der Coccyges bis Striges incl. gehören der Ordnung der Coracornithes an.

3) Auf der Nerventafel (Taf. XVIII) sind die Nerven einfach mit ihren Abkürzungen, z. B. der Nervus accessorius externus mit *acc. ext*, der Nervus supracoracoideus mit *spc* etc. etc. bezeichnet; auf den Muskeltafeln (Taf. XIX—XXII) ist ihnen allenthalben ein N. vorgesetzt, um sie von den entsprechenden Muskelnamen zu unterscheiden, also Nervus accessorius externus als *N. acc. ext*, Nervus supracoracoideus als *N. spc* etc. etc. angegeben.

4) Auch hier gebe ich nur eine Litteraturauswahl und verweise im übrigen auf mein in den Untersuchungen 1888 gegebenes ausführlicheres Verzeichnis.

Digitized by Google

Gurlt, C. F., Anatomie der Hausvögel, Berlin 1849, p. 80 f. (Pl. brach.)

Meursinge, N., Verhandelingen over de bonte Kraai (Corvus cornix), Groningen 1851, p. 228 f. (N. acc. u. Pl. brach.)

Carus, C. G. u. Alton, E., Erläuterungstafeln zu vergl. Anatomie, VIII, Leipzig 1853, p. 18. (Spinalnerven von Columba und Psittacus.)

Selenka, E., Sur la morphologie des muscles de l'épaule chez les oiseaux. Arch. néerl. sc. exact. et nat. V, 1870. (Pl. brach. von Anas.)

de Man, J. G., Vergelijkende myologische en neurologische Studiën over Amphibien en Vogels. Acad. Proefschr. Leiden 1873, p. 84 f. (Genaue Beschreibung des Pl. brach. von Paradisea, Epimachus und Corvus.)

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. III, Morph. Jahrb., I, 1875, p. 636 f., Leipzig 1876. (Nerven: p. 648—687.)

Jhering, H. von, Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere, Leipzig 1878, p. 119 f. (Wurzeln des Pl. brach. mehrerer Vögel.)

Fürbringer, M., Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus, Morph. Jahrb., V, p. 334 f. Leipzig 1879. (Pl. brach. mehrerer Vögel.)

Haswell, A. C., Notes on the Anatomy of Birds, I. The Brachial Plexus of Birds, Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, III, p. 409 f. Sydney 1879. (Pl. brach. zahlreicher Vögel.)

Watson, M., Report on the Anatomy of the Spheniscidae, coll. by H. M. S. Challenger. Rep. Sc. Res. Zoology, VII, p. 159 f. London 1883. (Genaue Beschreibung d. Plexus mehrerer Impennes.)

Carlsson, A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Schwimmvögel, Bidr. K. Svenska Vet. Ak. Handl., XI, 3., p. 1 f. Stockholm 1884. (Sehr gute Beschreibung des Plexus von Eudyptes, Alca, Mormon, Mergulus.)

Filhol, H., Observations anatomiques, relatives à diverses espèces de Manchots, Rec. d. Mém., Rapp. et Doc. rel. à l'observ. du Passage de Vénus s. l. soleil, III, 2, p. 65 ff. Paris 1885. (Pl. brach. der Impennes.)

Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, Amsterdam 1888, p. 232. (Eingehende Darstellung des N. acc. und Plex. brach. sehr zahlreicher Vögel.)

Chiarugi, G., Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti Soc. Toscana Sc. Nat., X, p. 149 f. Pisa 1889. (Kurze Angaben über den N. accessorius bei Gallus und Cypselus).

Gadow, H., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI, 4. Vögel, 1. Anatomischer Teil p. 388, p. 396 f. Leipzig 1891. (Genaue Beschreibungen des N. accessorius und des Plexus brachialis der Vögel im Anschlusse an Fürbringer 1888).

Smith, J. W., Notes on the Anatomy of Spheniscus demersus, Studies Anat. Dep. Owen's College, I, p. 123 f. Manchester 1891. (Plexus brachialis.)

Turner, C. H., Morphology of the Avian Brain., Journ. of Comp. Neurology, I, p. 39 f., p. 107 f., p. 265 f. Cincinnati 1891. (Centrale Verhältnisse des N. accessorius auf Grund von Untersuchungen an Ardea, Botaurus, Butorides und Bubo.)

Brandis, F., Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. II. Ursprung der Nerven der Medulla oblongata. Arch. f. mikr. Anat., XLI, p. 623 f. Bonn 1893. (Allgemeine Beschreibung des Accessoriuskernes auf Grund von Untersuchungen an zahlreichen Vögeln.)

Newton, A. and Gadow, H., A Dictionary of Birds. London 1893—96. (Ueber den N. accessorius p. 56, über den Plexus brachialis p. 623 f.)

Beddard, F. E., The Structure and Classification of Birds. London 1898. (Kurze Notizen über den Plexus brachialis p. 152.)

Thébault, V., Étude des rapports qui existent entre les systèmes pneumogastrique et sympathique chez les Oiseaux. Ann. Scienc. Nat. (8) VI, p. 1—252. Paris 1898. (Genaue Untersuchung an zahlreichen Vögeln, die aber des N. accessorius nur beiläufig an einigen Stellen Erwähnung thut.)

Lubosch, W., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des N. accessorius Willisii, Arch. f. mikr. Anat., LIV, p. 514 f. Bonn 1899. (Ueber den centralen Kern des N. accessorius bei Gallus und Syrnium.)

Buri, R. O., Zur Anatomie des Flügels von Micropus melba und einigen anderen Coracornithes, zugleich Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Cypselidae. Jenaische Zeitschr. XXXIII, p. 362 f. Jena 1900. (Ausgezeichnet genaue Darstellung der Plexus von Micropus (3 spec.), Chaetura, Collocalia, Trochilus, Hirundo, Chelidonaria, Progne, Anthothreptes, Picus, Dendrocopus, Jynx, Colius (2 spec.), Caprimulgus, Nyctidromus, Steatornis, Podargus, wobei die peripheren Verhältnisse vornehmlich an Micropus, Hirundo, Picus und Nyctidromus untersucht wurden.)

Fürbringer, M, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates, IV, Jenaische Zeitschr. XXXIV, p. 215 f. Jena 1900. (Nerven: p. 364—394.)

Außerdem geben kürzere Notizen über einzelne Nerven bei einzelnen Vögeln resp. allgemeinere Bemerkungen noch die folgenden Autoren:

Cl. Bernard über den N. accessorius (1851). — Bonsdorff über den N. accessorius von Corvus (1850) und Grus (1852). — Forbes über Verhältnisse des Plexus brachialis bei Tubinares (1882). — Nitzsch (1862). — Reid bei Aptenodytes (1835). — Rolleston bei Nisus (1868). — Shufeldt bei Speotyto (1881). — Stannius (1846). — Ulrich (1875). — Wagner (1843).

Hinsichtlich des Genaueren verweise ich auf die Untersuchungen zur Morphologie und Systematik etc. 1888, p. 232 f.

Digitized by Google

Die Muskeln der Schulter und des Oberarmes (abgesehen von der hier nicht berücksichtigten infrahyoidalen Muskulatur) werden von dem N. vago-accessorius und einer wechselnden Anzahl von Spinalnerven versorgt.

Der N. vago-accessorius (Fig. 180—182) entspringt mit einer ansehnlichen Anzahl von Wurzelfäden von der Medulla oblongata und dem Anfangsteil der Medulla spinalis von den daselbst gelegenen centralen Kernen [1]). Die aus der Oblongata kommenden Wurzelfäden (12 und mehr an der Zahl) repräsentieren die Hauptmasse und setzen hauptsächlich den Vagus zusammen; die von dem Rückenmarke abgehenden (4—6, zu denen mitunter noch einige ganz feine Fäden kommen) [2]) bilden einen dünnen Nerven [3]), der in der Hauptsache dem N. accessorius Willisii der menschlichen Anatomie resp. seinem Hauptteile entspricht, und erstrecken sich mit ihren Anfängen zwischen den dorsalen und ventralen Wurzeln der ersten Spinalnerven bis herab zum zweiten und selbst dritten [4]). Sämtliche Wurzelfäden vereinigen sich successive zu dem gleichnamigen Vago-accessorius-Stamm, der gleich nach dem Austritt aus dem Foramen jugulare den sehr feinen Ramus accessorius externus s. posterior (*acc.ext.*) [5]) an den ersten Anfang des vereinigten M. cucullaris und sterno-cleido-mastoideus abgiebt. Derselbe ist namentlich bei den höheren Vögeln von fast verschwindender Feinheit, wurde aber bei keinem von mir untersuchten Vogel vermißt [3]).

Von den Nervi spinales kommen für die Schulter- und

1) Ueber die genaueren Verhältnisse des intramedullären Kernes berichten von neueren Arbeiten namentlich Turner (1891), Brandes (1893) und Lubosch (1899).

2) Thébault (1898) giebt für Corvus corone 5—6, für Corvus monedula 7—8 Wurzelfäden an.

3) Der N. accessorius Willisii wurde von Thébault bei Fringilla caelebs vermißt. Seine Nichtexistenz ist nicht wahrscheinlich.

4) Nach Turner bis unter die Wurzel des 1. Spinalnerven, nach Thébault meist bis unterhalb des 1., bei Conurus auch bis zum 2. Spinalnerven, nach Chiarugi bis zum 2., nach Newton und Gadow bis zum 3. Cervicalnerven herabreichend.

5) Einige ältere Autoren geben Vaguszweige an nicht näher bezeichnete Halsmuskeln an. Ich glaube nicht, daß dieselben den feinen Ramus posterior wirklich gesehen haben (vergl. Untersuchungen etc., 1888, p. 237). Auch Thébault, der den Vögeln den M. sterno-cleido-mastoideus abspricht (!), scheint er entgangen zu sein.

Digitized by Google

Oberarmmuskeln die ventralen Aeste der Cervicalnerven (exkl. die beiden ersten), häufig auch der 1. Dorsalnerv in Betracht. Die ventralen Aeste der vorderen Cervicalnerven (mit Ausnahme der 4—6 letzten) sind in der Regel von geringerer Stärke als die der hinteren und geben nur feine Zweige an den vereinigten M. cucullaris und sterno-cleido-mastoideus ab, dessen hauptsächlichste Innervationsquelle bildend, während ihre Hauptmasse sich an den übrigen Teilen des Halses verzweigt. Stärker sind die ventralen Aeste der 4—6 letzten Cervicalnerven und gehen, oft im Verbande mit dem 1. Dorsalnerven, in die Bildung des Plexus brachialis (Fig. 183—197) ein, an dem wie bei den Amphibien und Reptilien zwei ungleichwertige Komplexe unterschieden werden können: der von den Nn. thoracici inferiores und brachiales inferiores und superiores zusammengesetzte Hauptplexus und der von den Nn. thoracici superiores gebildete dorsale Nebenplexus (Serratus-Plexus). Beide verlaufen gesondert; ersterer besteht in der Regel aus 4—5, seltener aus 3 oder 6 Wurzeln und beginnt oft erst mit der 2. Wurzel des Plexus, letzterer beschränkt sich meist auf 2—3, seltener auf 4 Wurzeln des gesamten Plexus.

Nach der bei den Vögeln sehr verschiedenen Halslänge wechselt die metamerische Zusammensetzung des Plexus ganz erheblich; zwischen einem mit dem N. cervicalis X (Columba ind., Cypselus) und N. cervicalis XXII (Cygnus) beginnenden Anfange des Plexus finden sich alle möglichen Uebergänge. Bei der Mehrzahl der Vögel beginnt der Plexus (Hauptplexus) mit dem 11. oder 12. Cervicalnerven (meiste Accipitres, vereinzelte Laro-Limicolae, Hemipodius, Columbae, Psittaci, fast alle Coracornithes), kann aber vereinzelt (individuell bei Columba livia und Cypselus apus FÜRBRINGER 1888, Buri 1900) schon mit dem 10. Nerven anfangen; ein Beginn mit dem 13. oder 14. findet sich bei einzelnen Anseres, Colymbus, Threskiornis, Gypogeranus, den Tubinares, den Impennes, den meisten Limicolae, Otis, den Crypturi und Galli, mit dem 15. und 16. bei Rhea, Casuarius, den meisten Anseres und Pelargo-Herodii, den Steganopodes, mit dem 17.—22. bei Struthio, Podiceps, mehreren Anseres (namentlich Cygnus), Phoenicopterus und Grus. Die Zahl der Plexuswurzeln wurde hierbei selbst innerhalb der Species sehr variabel gefunden (3—5, 4—6). Der schmalste Plexus (3 Wurzeln) kam bei Bucorvus, der breiteste (6 Wurzeln) bei Charadrius (FÜRBRINGER), Columba ind. (FÜRBRINGER) und Hirundo (BURI) zur Beobachtung. Alle diese

Variierungen in der metamerischen Anordnung und der Wurzelzahl beruhen auf Umbildungen in der Größe der vorderen Extremität und auf Wanderungen derselben (FÜRBRINGER, BURI); das Resultat aller dieser Wandlungen führt immer zu großen Aehnlichkeiten in der Zusammensetzung (imitatorische Homodynamie oder Parhomologie des Plexus). Wie zum Teil auch ontogenetisch nachweisbar (vergl. u. a. Fig. 185—187) und wie schon früher (1879, 1888, 1900) und in dieser Abhandlung oben (p. 313 f.) hervorgehoben, findet die Wanderung des Plexus brachialis der Vögel ganz vorwiegend in progressiver, caudalwärts gehender Richtung statt; doch ist nicht ausgeschlossen, daß namentlich bei den Coracornithes auch retrograde, kranialwärts gerichtete Wanderungen von geringer Latitude vorkommen können. Sehr eingehende und an vielem Materiale angestellte ontogenetische Untersuchungen mögen wohl gewisse Etappen dieses Umbildungsprozesses zur Anschauung bringen [1]).

In der Hauptsache geschieht die Verbindung der einzelnen Wurzeln nach denselben Prinzipien wie bei den Reptilien; über die specielleren hierbei zu beobachtenden Verhältnisse orientieren die beigegebenen Abbildungen (Fig. 183—197) besser als alle Beschreibungen [1]).

Das nähere Verhalten der aus dem Plexus brachialis hervorgehenden Endäste (abgesehen von den für die Rumpfmuskulatur bestimmten und hier nicht weiter berücksichtigenden) ist das folgende, wobei außer Tafel XVIII auch Tafel XIX und XX noch zu vergleichen sind [1]).

A. Nn. thoracici superiores [2]).

Die Nn. thoracici superiores repräsentieren diejenigen in der Regel (falls es zur Plexusbildung kommt) aus dem dorsalen Nebenplexus (Serratus-Plexus) hervorgehenden dorsalsten Aeste des Plexus brachialis, welche sich in den Muskeln der Serratus-Gruppe verteilen. Danach wird man Rr. musculares für die Mm. serratus superficialis (anterior, posterior und metapatagialis), serratus (leva-

1) Hinsichtlich des Details aller dieser Verhältnisse verweise ich auf meine ausführliche Darstellung (Untersuchungen etc., 1888, p. 238 f.).

2) Auf den Abbildungen schwarz dargestellt. (Vergl. namentl. Fig. 183, 184, 187, 188 und 190.)

Digitized by Google

tor scapulae) profundus, rhomboides superficialis und profundus resp. diesen Muskeln gleichnamige Nebenzweige unterscheiden können. Diese Zweige gehen jedoch in der Regel nicht einzeln aus dem Serratus-Plexus hervor, sondern meist in der Verteilung, daß ein erster (vorderer) Ast den N. rhomboides superficialis, ein zweiter (mittlerer) Ast die Nn. rhomboides profundus und serratus profundus, ein dritter (hinterer) Ast den N. serratus superficialis abgiebt. Mitunter kann der erste oder zweite Ast verdoppelt auftreten und ebenso können den M. serratus profundus versorgende Zweige zum kleineren Teile auch aus dem 3. Aste abstammen; letzteres ist namentlich bei den Ratiten der Fall, wo der M. serratus profundus im ganzen eine höhere Ausbildung zeigt als die gleichnamige Bildung bei den Carinaten.

a) N. rhomboides superficialis (*rh. spf.*)[1]. Der erste Nerv der Gruppe. Er entstammt in der Regel der ersten oder den beiden ersten Wurzeln des Serratus-Plexus und geht, einfach oder gespalten, ascendent zur Innenfläche des M. rhomboides superficialis, sich mit zahlreichen Aesten in ihr verteilend. Bei den Ratiten, deren M. rhomb. spf. meist schwach ausgebildet und dem M. cucullaris mehr oder weniger angeschlossen ist, verläuft der schwache Nerv anfangs gemeinsam mit dem letzten R. cervicalis für diesen Muskel.

Der Nerv kann mit dem N. rhomboides der Krokodilier verglichen werden, ist aber bei den Vögeln zu höherer Entwickelung gelangt. Eine ganz allgemeine Homologie mit dem menschlichen N. dorsalis scapulae ist erlaubt.

b) N. rhomboides profundus (*rh. prf.*) + N. serratus profundus (*s. prf.*)[2]. Die die Nn. rhomboides profundus und serratus profundus innervierenden Nerven entstammen dem mittleren Teile des Serratus-Plexus und werden durch 1 oder 2 Zweige repräsentiert, die ventral vom N. rhomboides superficialis nach hinten und oben verlaufen und sich bald in weitere Zweige spalten.

---

1) Teil des N. thoracicus posterior superior: Marbach. — Teil der Nn. rhomboidei: Fürbringer (1879), Carlsson. — N. rhomboides superficialis: Fürbringer (1888), Gadow. — N. rhomboideus superficialis: Smith.

2) Teil des N. thoracicus posterior superior: Marbach. — Teil der Nn. rhomboidei und serrati: Fürbringer (1879). — Teil des N. rhomboideus: Carlsson. — N. rhomboides profundus + N. serratus profundus: Fürbringer (1888), Gadow. — N. rhomboideus profundus: Smith.

Die vorderen von diesen gelangen dorsalwärts zu den ersten Zacken des N. serratus profundus, die hinteren gehen mehr caudalwärts zu den hinteren Zacken dieses Muskels und mit vielen Endzweigen zur Innenfläche des M. rhomboides profundus. So bei den Carinaten. Bei den Ratiten, deren M. serratus profundus komplizierter gebaut ist, besteht auch eine größere Komplikation in der Verteilung dieses Nerven.

Derselbe ist dem N. serratus profundus der Reptilien, insbesondere der Krokodilier, in der Hauptsache homolog; der den M. rhomboides profundus versorgende Faserkomplex stellt eine sekundäre Differenzierung der Vögel dar. Zu den Bildungen .der Säugetiere besteht keine speziellere Homologie.

c) N. serratus superficialis (*s. spf.*)[1]. Letzter und meist stärkster Nerv des Serratus-Plexus, der ventral in größerer Entfernung vom N. serratus profundus verläuft und direkt nach hinten zum M. serratus superficialis sich begiebt, ihn mit zahlreichen Zweigen versorgend. — Da, wo der Muskel einheitlich gebildet ist, tritt der Nerv an dem Vorderrande des Muskels in dessen Masse ein und verläuft durch dieselbe nach hinten, dabei immer mehr der Oberfläche sich nähernd und sie schließlich erreichend. In den meisten Fällen, namentlich bei den Carinaten, ist der M. serratus superficialis in die drei Abteilungen des M. s. spf. anterior, posterior und metapatagialis differenziert: bei diesem Verhalten tritt der Nerv zunächst durch den M. s. spf. anterior, wobei er ihm einen R. serratus superficialis anterior (*s. a., s. spf. a.*) giebt, und verläuft dann zum M. s. spf. posterior, um bald in ihn einzutreten, resp. ihn von der Oberfläche her mit Rr. serrati superficiales posteriores (*s. p., s. spf. p.*) zu versorgen; die Rr. serrati superficiales metapatagiales (*s. mpt., s. spf. pt.*) repräsentieren Seiten- oder Endzweige des Nerven, die, mitunter nach partieller Durchbohrung des M. s. spf. post., zur Innenfläche ihres Muskels gelangen.

Die Homologie mit dem N. serratus superficialis der Reptilien und Säugetiere ist unschwer zu erkennen; die höhere Differenzierung in drei Abteilungen ist eine Eigentümlichkeit der Vögel.

---

1) N. thoracicus posterior inferior: Marbach. — Einer der Nn. serrati: Fürbringer (1879). — N. serratus: Carlsson. — N. serratus superficialis: Fürbringer (1888), Gadow, Smith.

Digitized by Google

B. Nn. brachiales superiores [1]).

Die mit den Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores dem Hauptplexus entstammenden Nn. brachiales superiores bilden die dorsalste Schicht dieses Plexus und sondern sich im weiteren Verlauf von den beiden erstgenannten Nervengruppen, indem sie in der Hauptsache an der Dorsalfläche der Extremität, jene aber an der Ventralfläche derselben verlaufen.

a) N. subcoracoscapularis (*sbc* u. *sbsc*) [2]). Mittelstarker Nerv, der meist sehr schnell sich in weitere Zweige teilt oder auch von Anfang an durch 2 bis 3 Aeste vertreten sein kann. Er entstammt je nach der Stärke der bezüglichen Plexuswurzeln der 1. und 2., oder 2., oder 2. und 3. Wurzel des Hauptplexus und zweigt sich sehr frühzeitig, oft noch bevor der Plexus vollständig geschlossen ist, von dessen vorderer Circumferenz ab. Seine Zweige sind der R. subcoracoideus (*sbc*), der R. subscapularis internus (*sbsc. i*) und der R. subscapularis externus (*sbsc. e*) für die gleichnamigen Abteilungen des M. subcoracoscapularis, die sie von der Innenseite (resp. die letztere auch vom Hinterrande) her innervieren. Meist stehen die beiden ersten in innigeren Beziehungen zu einander und stellen sich damit dem letzten gegenüber, der außerordentlich häufig mit dem N. scapulo-humeralis (*sch*) verbunden und zugleich nicht selten von den beiden ersten vollständig getrennt sein kann. Bei mehreren Vögeln (Eulabeornis, Coraciiformes, Todi) kommen auch mehr oder minder ausgedehnte Verbindungen des R. subcoracoideus + subscapularis internus oder eines Teiles desselben mit dem N. supracoracoideus (*spc*) zur Beobachtung.

Der Nerv entspricht dem gleichnamigen Nerven der Reptilien, insbesondere der kionokranen Lacertilier. Dem N. subscapularis (proprius s. brevis) der menschlichen Anatomie entspricht nur der R. subscapularis internus der Vögel.

b) N. scapulo-humeralis (*sch*) [3]). Bei den Ratiten ein

---

1) Auf den Figuren grau dargestellt.

2) R. ad m. subclavium: Thuet. — N. subscapularis summus: Marbach. — N. subscapularis: Gurlt, Rolleston. — N. coracobrachialis brevis: Selenka, de Man. — N. subscapularis und (wahrscheinlich) N. coraco-brachialis brevis: Haswell. — N. subscapularis (subcoracoscapularis): Fürbringer, Carlsson, Gadow, Smith.

3) N. scapularis, N. scapularis III et IV: Thuet, Marbach. — Einer der Unterschulterblattnerven: Gurlt. — Teil des Scapularis

Digitized by Google

ziemlich kleiner, bei den Carinaten ein kräftiger Nerv, der distal vom N. subcoracoscapularis abgeht und sehr häufig mit dessen R. subscapularis externus (*sbsc. c*) gemeinsam verläuft. Nachdem dieser Ast, wenn er dem Nerven beigesellt war, sich abgelöst hat, geht der N. scapulo-humeralis entweder (Ratiten) an die Innenfläche des einfachen M. scapulo-humeralis oder (Carinaten) sendet erst ein (seltener zwei) feines Fädchen, R. scapulo-humeralis anterior (*sch. a*), an den gleichnamigen Muskel ab und tritt dann mit zahlreichen Zweigen, Rr. scapulo-humerales posteriores (*sch. p*), in den vorderen Teil der Innenfläche oder den vorderen Rand seines ansehnlichen Muskels ein.

Der Nerv ist dem N. scapulo-humeralis der Reptilien vergleichbar und zeigt zugleich recht nahe Beziehungen zu dem N. subcoracoscapularis. Eine komplette Homologie mit irgend welchem menschlichen Nerven fehlt, eine allgemeine Verwandtschaft mit dem N. subscapularis ist anzunehmen.

c) N. latissimus dorsi (*l. d*)[1]. Mittelstarker Nerv, der immer peripher vom N. scapulo-humeralis, meist dem N. axillaris gegenüber oder in seiner Nähe von der dorso-caudalen Seite des Hauptstammes abgeht und je nach dem Verhalten des Plexus aus 2, 3 oder selbst 4 Wurzeln desselben abstammt; nicht selten ist er in seinem Anfange mit dem N. axillaris verbunden. Er teilt sich bald in zwei Aeste, den N. latissimus dorsi anterior (*l. d. a*) und N. latissimus dorsi posterior (*l. d. p*), die in schräg nach oben und hinten gerichtetem Verlaufe sich an die Innenfläche ihrer Muskeln begeben, wobei sie dem N. scapulo-humeralis posterior außen aufliegen. Mitunter können beide Aeste von Anfang an als selbständige Nerven auftreten. Bei Rhea giebt der vordere Nerv (Ast) auch einen feinen Faden, N. teres major (*t. mj*), an den kleinen N. teres major ab. Die bei den Carinaten ausgebildeten Mm. latissimi dorsi metapatagialis und dorso-cutaneus werden ebenfalls von Nervenzweigen, N. latissimus dorsi metapatagialis (*N. l. d. pt, N. l. d. mpt*) und N. latissimus dorsi dorso-cutaneus (*N. l. d. dc*) versorgt, welche von dem einen oder anderen der oben erwähnten Nerven sich abzweigen können.

---

superior: Meursinge. — N. teres major: Swan, Rolleston, Selenka, Haswell — Nerven voor de teres major et infraspinatus: de Man. — Nn. subscapulares: Fürbringer (1878), Carlsson. — Nn. scapulo-humerales: Fürbringer (1888), Gadow, Smith.

1) Rr. ad latissimum dorsi, Nn. latissimi dorsi: Alle Autoren.

Die Nn. latissimi dorsi und teres major sind im ganzen den gleichnamigen Nerven der Reptilien und Säugetiere homolog. Die Sonderung in die Nn. l. d. anterior, posterior, metapatagialis und dorso-cutaneus repräsentiert besondere Differenzierungen des Vogeltypus.

d) N. axillaris (*ax*)[1]). Kräftiger bis sehr kräftiger Nerv, der gewöhnlich dem N. latissimus dorsi gegenüber und oft gemeinsam mit ihm vom Hauptstamme des Plexus sich ablöst und in der Regel von der 2. und 3. Plexuswurzel abstammt. Er verläuft im Bogen lateralwärts, zieht hierbei am disto-ventralen (postaxialen und ventralen) Rande des Insertionsteiles des M. scapulo-humeralis posterior vorbei und tritt in der Nähe der Gelenkkapsel des Schultergelenks, der er meist einen dünnen R. articularis abgiebt, zwischen M. anconaeus scapularis und M. anconaeus humeralis (resp. Humerus) nach außen, so daß er direkt an die Innenfläche des M. deltoides major zu liegen kommt. — Bei den Ratiten verhält er sich relativ einfach, indem er hier in einen Komplex motorischer Zweige, N. deltoides (*d*), und sensibler Aeste, N. cutaneus axillaris (*ax. cut*), zerfällt. Erstere verbreiten sich an der Innenfläche des M. deltoides, letztere treten zwischen diesem Muskel und dem M. anconaeus scapularis, z. T. selbst durch letzteren hindurch, zur Haut der lateralen Fläche der Schulter und des Oberarms; einer von letzteren Nerven kann auch mit dem N. radialis anastomosieren (R. communicans n. axillaris cum n. radiali) (*N. ax. com*). Bei den Carinaten liegen die Verhältnisse komplizierter. Der N. axillaris teilt sich hier während des Durchtrittes zwischen M. anconaeus scapularis und humeralis (resp. Humerus) meist in 2 Aeste, die unter weiterer Teilung in noch mehr Zweige zerfallen, welche sich an den Mm. deltoides major, minor und propatagialis, sowie an der Haut der Schulter und des Oberarmes verteilen. Von diesen Zweigen ist der N. deltoides major (*d. mj*) in der Regel der stärkste; er wird meist durch 2 größere Zweige vertreten und verteilt sich an der Innenfläche des M. deltoides major. Der N. deltoides minor (*d. min*) löst sich meist gemeinsam mit dem N. delt. propatagialis von dem vorderen Zweige des N. delt. major ab und zieht unter dem M. delt. major bis zu dessen vorderem Rande nach vorn, wo er sich von seinem Begleiter trennt und zu dem M. deltoides minor tritt, an ihm je nach dessen Länge mehr oder

1) Nn. circumflexus s. axillaris s. deltoides der Autoren.

Digitized by Google

minder weit ventralwärts vordringend. Der N. deltoides propatagialis (*d. pt*) begiebt sich direkt an die Innenfläche des gleichnamigen Muskels und kann bei höherer Differenzierung desselben auch in einen N. delt. propat. longus und brevis gesondert sein. Der N. cutaneus axillaris (*ax. cut, N. cut. ax*) löst sich in der Regel vom hinteren Zweige des N. deltoides major ab oder repräsentiert allein den hinteren Ast des N. axillaris, tritt mit verschiedenen Zweigen durch den M. deltoides major oder zwischen ihm und dem M. anconaeus scapularis zur Haut und verteilt sich hier am lateralen Bereich der Schulter, sowie des proximalen Gebietes des Oberarmes und des Propatagium. Der distalste von diesen Zweigen geht häufig eine Anastomose mit dem N. radialis ein (R. comm. n. axillaris cum. n. radiali).

Der N. axillaris ist in der Hauptsache dem gleichnamigen Nerven der Krokodile und Säugetiere homolog, bietet aber einzelne Besonderheiten dar, die teils an sehr primitive Verhältnisse erinnern (N. deltoides minor), teils als sekundäre Differenzierungen des Vogeltypus (N. deltoides propatagialis) aufzufassen sind. Der R. cutaneus axillaris (cut. brachii superior lateralis) zeigt bereits bei den Reptilien und namentlich Krokodiliern eine hohe Entfaltung[1]) und entspricht auch dem gleichnamigen Nerven der Säugetiere; sein variables Verhalten zum M. deltoides major wird durch dessen Variierungen bedingt.

e) N. cutaneus brachii superior (internus minor) (*cut. sup., N. cut. br. sup*)[2]). Schwacher Hautnerv, welcher der letzten oder den beiden letzten Plexuswurzeln entstammt und in sehr verschiedener Höhe von dem hintersten Rande des Plexus abgeht. Bald löst er sich von der hintersten Wurzel des Plexus ab, bevor dieselbe die letzte Ansa gebildet hat, bald zweigt er sich ungefähr im Bereich der Ansae, bald auch mehr oder minder peripher von denselben ab, stets aber vor dem N. latissimus dorsi. Mitunter kann er auch mit 2 oder selbst 3 Wurzeln (d. h. ihm eigentümlichen Wurzeln, nicht Plexuswurzeln) vom Plexus abgehen. In anderen Fällen entspringt er gemeinsam mit dem

1) Vergl. meine Abhandlung zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln, III, 1875, p. 678.

2) Innerer Hautnerv, N. cutaneus brachii internus: Tiedemann, Cuvier, Swan, Owen, Marbach, Meursinge, Gurlt. — Teil d. R. musculo-cutaneus: Thuet. — Zweig zur hinteren Flughaut: Carus und d'Alton. — N. cutaneus superior: Fürbringer, Carlsson, Gadow.

Digitized by Google

N. cutaneus brachii inferior (*cut. inf*), trennt sich aber bald von ihm. Der Nerv, der auch von Anfang an durch 2 Aeste vertreten sein kann, verläuft an der Dorsalfläche des Oberarms, zwischen Haut und M. anconaeus humeralis und erstreckt sich bis über die Ellenbogengegend, wobei er an die Haut der betreffenden Stelle und des Metapatagiums, sowie an die glatte Muskulatur, die sich namentlich im distalen Bereiche des Oberarms zum M. expansor secundariorum (*exp. sec*, cf. M. anconaeus coracoideus) anhäuft, zahlreiche Zweige (Rr. cutanei und Rr. cutaneomusculares) abgiebt.

Der Nerv entspricht dem gleichnamigen der Reptilien und annähernd dem größeren Teile des N. cutaneus internus minor (medialis) der menschlichen Anatomie. Den Vögeln eigentümlich ist seine Verteilung in der glatten Muskulatur der Flügelfedern.

f) N. brachialis longus superior s. radialis (*Br. sup.*, *N. br. lg. sup*)[1]). Hauptstamm der Nn. brachiales superiores und (abgesehen von einzelnen Ratiten, namentlich Apteryx) auch stärkster Nerv derselben. Er entstammt in der Regel allen Plexuswurzeln mit Ausnahme der ersten (selten der beiden ersten) und mitunter auch der letzten und bildet die eigentliche Endfortsetzung des dorsalen Armsystems, die in einer sehr gestreckten Spirale sich um die Dorsalseite des Oberarmes herumwindet, um weiterhin sich zur Dorsalfläche des Vorderarmes und der Hand zu begeben, wo er vornehmlich die Streckmuskulatur und die dieselbe deckende Haut nebst Federn und glatten Muskeln innerviert. Er tritt hierbei von der Achselhöhle aus dorso-lateral von der Sehne des M. anconaeus coracoideus (durch diese vom N. brachialis longus inferior [*br. lg. inf.*] geschieden) und distal von den Mm. scapulohumerales zur Dorsalfläche des Humerus, verläuft hier weiterhin schräg distal- und lateralwärts zwischen M. anconaeus scapularis und M. anconaeus humeralis, wobei er zugleich anfangs vom M. latissimus dorsi lateral gedeckt wird, kommt dann, nachdem er den distalen Rand dieses Muskels, noch vor der Mitte des Oberarmes, überwunden hat, an der lateralen Fläche des Humerus

1) Speichennerv, N. radialis, Musculo-spiral nerve: Tiedemann, Nitzsch, Swan, Thuet, Owen, Fürbringer, v. Jhering, Carlsson, Gadow. — N. alae posterior: Thuet. — N. brachialis longus superior s. radialis: Fürbringer, Smith (mit Schreibfehler „radialis" longus superior anstatt brachialis longus superior). — Hauptteil des Posterior brachial nerve: Haswell. — Hauptteil des Dorsal branch of musculo-spiral nerve: Watson.

Digitized by Google

zum Vorschein und verläuft nun subcutan nach dem proximalen Bereiche des Vorderarmes. Hier senkt er sich wieder mit einem Teile seiner Aeste in die Muskulatur ein und geht distalwärts weiter am Vorderarm und zur Hand. Erstreckt sich der M. deltoides major über den distalen Bereich des Humerus, so wird der N. radialis auch hier von diesem Muskel gedeckt und gewinnt erst am Ende des Oberarmes die subcutane Lage; bei extremer Entfaltung des M. deltoides muß er sogar dessen distalen Abschnitt durchbohren (Chunga, Opisthocomus, Columbae, meiste Pico-Passeres), um unter die Haut zu kommen. Am Humerus selbst bildet der N. radialis in der Regel keine besondere Furche; nur bei extrem breit entfaltetem Knochen (Macrochires) ist eine ziemlich tiefe Incisura radialis am lateralen Rande zwischen Crista lateralis und Proc. supracondyloideus lateralis ausgeprägt, in welcher der N. lateralis verläuft.

Während dieses Verlaufes am Oberarm giebt der N. radialis motorische und sensible Aeste ab. Die motorischen sind für die Streckmuskulatur bestimmt und lösen sich vor und während des Durchtrittes durch die beiden Mm. anconaei in variabler Weise ab; meist begiebt sich einer (oder zwei) noch im proximalen Bereiche des Oberarmes zum M. anconaeus humeralis, N. anconaeus humeralis (*a. h*), während der für den M. anc. scapularis bestimmte N. anconaeus scapularis (*a. sc*) meist etwas weiter distal sich vom N. radialis abzweigt; letzterer enthält zugleich auch Fäden für den distalen Bereich des M. anc. humeralis. Von dem am oberflächlichsten verlaufenden N. anc. humeralis wird bei vielen Vögeln ein meist äußerst dünnes und ziemlich langes Fädchen, N. anconaeus coracoideus, abgegeben, welcher den kleinen quergestreiften Muskelbauch des gleichnamigen Muskels versorgt. Die sensiblen Rr. cutanei n. radialis (N. cutanei posteriores) können sich vor oder nach dem Durchtritte des N. radialis durch den M. anconaeus abzweigen. Der vorher abgehende R. cut. medialis n. radialis (N. cut. posterior superior) wird meist durch ein recht feines und ganz inkonstantes, sehr häufig fehlendes Fädchen repräsentiert, das einen ähnlichen Verlauf wie der N. cut. brach. sup. zeigt; die nach dem Durchtritte sich ablösenden Rr. cut. laterales n. radialis (Nn. cut. posteriores inferiores (*Nn. cut. lt. rad.*) wenden sich zu dem lateralen Bereiche des distalen Abschnittes des Oberarmes und des proximalen Abschnittes des Vorderarmes nebst Propatagium und stehen oft zu dem R. cut. axillaris in näherer Beziehung,

Digitized by Google

denselben entweder ablösend oder mit ihm anastomosierend (s. oben p. 337). Bei ihrem Durchtritte zur Haut können sie mit dem Sehnenteil des Propatagialis brevis, mitunter auch mit dem M. deltoides in mannigfache Kollision kommen.

Der N. brachialis longus superior s. radialis entspricht im allgemeinen dem gleichnamigen Nerven der Reptilien und Säugetiere. Die nächsten Beziehungen bieten die Lacertilier (kionokrane Saurier) dar, wo sowohl der Verlauf des Stammes, als auch das Verhalten der einzelnen Aeste, auch des N. anconaeus coracoideus, verhältnismäßig die meisten Uebereinstimmungen zeigen.

C. Nn. brachiales inferiores und N. thoracicus inferior [1]).

Diese Nerven bilden die ventrale Schicht des Hauptplexus und verlaufen an der Ventralfläche der Extremität.

a) N. supracoracoideus (*spc*) [2]). Ziemlich kräftiger, kräftiger bis recht kräftiger Nerv, welcher der ersten oder den beiden ersten (selten den 3 ersten) Wurzeln des Hauptplexus entstammt, wobei er entweder als kompakter Nerv oder mit 2 Wurzeln entspringt. Er liegt von allen Nerven des Hauptplexus am meisten proximal und verläuft parallel zum N. subcoracoideus und ungeteilt schräg nach vorn, lateralwärts und ventralwärts bis zum medialen Rande des Coracoid resp. zum Foramen (Insicura) supracoracoideum. Hier tritt er durch das Coracoid oder die Membrana coraco-clavicularis (nicht selten auch durch den M. subcoracoideus und die ventrale Partie des M. deltoides minor) nach außen hindurch und trifft auf die Innenfläche des M. supracoracoideus (pectoralis II), in dem er sich verzweigt. Während seines Verlaufes in der Brusthöhle kann er mitunter mit dem N. subcoracoscapularis (s. oben p. 334) oder N. sterno-coracoideus (namentlich bei Pico-Passeres und Todi) in kürzerer oder längerer Strecke verbunden sein. Bei schwacher Ausbildung seines Muskels (Ratiten) zeigt der Nerv eine mittlere Stärke; bei höherer Entwickelung desselben ist er ein kräftiger

---

1) Auf den Abbildungen weiß dargestellt.

2) N. thoracicus superior et anterior: Thuet. — N. thoracicus anterior II: Marbach. — Einer der Nn. thoracici: Stannius, Meursinge. — Einer der Nn. thoracici inferiores: Gurlt. — Nerve au (to) m. pectoralis medius, pectoralis II: Cuvier, Rolleston, Watson. — N. subclavius: Selenka, de Man, Haswell. — N. for the pectoralis minor: Shufeldt. — N. supracoracoideus: Fürbringer, v. Jhering, Carlsson, T. J. Parker, Gadow, Smith.

Nerv, der in den vorderen der Insertion näheren Abschnitt des Muskels eindringt; doch bleibt seine Stärke selbst bei eminenter Entfaltung des von ihm versorgten Muskels innerhalb eines gewissen Maßes.

Der N. supracoracoideus ist ein Homologon des gleichnamigen Nerven der Reptilien und Monotremen; den übrigen Säugetieren geht er ab, zeigt aber gewisse indirekte Beziehungen zu dem N. suprascapularis derselben [1]).

b) N. sterno-coracoideus (*stc*)[2]). Feiner Nerv, der das System der Nn thoracici inferiores repräsentiert und somit von allen Nerven des Plexus brachialis am meisten ventral sich ablöst. Er entstammt in sehr variabler Weise in der Regel einer oder zwei der ersten 3 Plexuswurzeln (selten auch der vierten, z. B. bei Struthio und Casuarius). Besitzt er mehr als eine Wurzel, so wird recht häufig, namentlich bei geöffnetem Plexus, ein getrennter Abgang der 2 oder (Struthio, Phoenicopterus ind.) 3 Wurzeln beobachtet, die sich erst danach früher oder später zu dem Nervenstamme vereinigen; in der Mehrzahl der Fälle zweigt er sich aber als einheitlicher Nerv ab. Gewöhnlich zeigt der N. sterno-coracoideus nähere Beziehungen zu dem N. supracoracoideus, indem er entweder in seiner Nähe entspringt und ihn mitunter am Ursprunge kreuzt oder mit ihm kürzere oder längere Zeit verbunden ist (s. oben p. 340); etwas seltener löst er sich in größerer Entfernung von ihm ab. Nach dem Abgange vom Plexus wendet er sich, das Lig. sterno-coraco-scapulare ventral kreuzend, schräg ventral-, lateral- und distalwärts nach dem M. sterno-coracoideus und innerviert ihn; mitunter, namentlich wenn die beiden Abteilungen dieses Muskels (M. sterno-coracoideus superficialis und profundus) gut geschieden sind, teilt er sich schon einige Zeit vorher in 2 Zweige für den oberflächlichen und tiefen Muskel. Der N. sterno-coracoideus ist stets, entsprechend dem geringen Versorgungsgebiete, ein schwacher Nerv; in einzelnen Fällen kann er sehr unbedeutend werden und selbst wie sein Muskel völlig verschwinden (Macrochires).

---

1) Vergl. meine Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln, I, 1873, p. 270.

2) N. subclavius: Cuvier, Rolleston. — N. thoracicus superior et anterior: Thuet. — N thoracicus anterior I: Marbach. — N. clavicularis: Meursinge. — N. coraco-sternalis: Meursinge. — N. sterno-coracoideus: Fürbringer, Gadow, Smith.

Digitized by Google

Der N. sterno-coracoideus entspricht dem gleichnamigen Nerven der Reptilien und Monotremen und steht somit auch zu dem N. subclavius der höheren Mammalia in dem Verhältnisse einer gewissen, allerdings wenig kompleten Homologie [1]).

c) N. coraco-brachialis posterior s. internus (*cbr. p*) [2]). In der Regel ein mäßig bis ziemlich starker Nerv, der in wechselnder Weise, je nach der Zusammensetzung des Plexus brachialis, der 2., 3. oder (seltener) 4. Wurzel resp. zweien dieser Wurzeln entstammt und meist in näherer Nachbarschaft des N. pectoralis, entweder gleichzeitig mit ihm oder vorher, sich vom Plexus ablöst. In der Regel geht er als kompakter, einheitlicher Nerv ab, seltener (z. B. Grus, Ketupa) kann er auch gleich mit 2 getrennten oder sofort sich trennenden Aesten entstehen. In seinem Verlaufe zieht er distal an der Sehne des M. anconeus coracoideus vorbei, schlägt sich ventralwärts um dieselbe herum und begiebt sich direkt zu seinem Muskel (M. coraco-brachialis posterior s. internus s. pectoralis III), ihn von der Innenfläche her innervierend. Bei Casuarius ist er größtenteils rückgebildet.

Der N. coraco-brachialis posterior s. internus entspricht dem gleichnamigen Nerven der Chelonier; eine ihm direkt homologe Bildung bei anderen Reptilien und bei den Säugetieren ist nicht nachweisbar. Entferntere Beziehungen zu dem N. coraco-brachialis proximalis können angenommen werden.

d) N. pectoralis (thoracicus anterior) (*p*) [3]). Bei den Ratiten ein ziemlich kräftiger, bei den meisten Carinaten ein ein sehr mächtig entwickelter Nerv, der hier an Stärke dem einen oder anderen der beiden Hauptstämme (Nn. brachiales longi) gleichkommen und sie selbst übertreffen kann. Er entstammt in der Regel 2—3 mittleren oder hinteren Wurzeln des Plexus und

---

1) Vergl. a. a. O., I, 1873, p. 303.

2) N. pectoralis minor: Thuet, Watson. — N. thoracicus anterior IV: Marbach. — Einer der Nn. thoracici anteriores s. inferiores: Stannius, Gurlt. — Zweig für den 3. Brustmuskel: Carus und d'Alton. — N. coraco-brachialis: Selenka, de Man, Haswell, Carlsson. — N. coraco-brachialis posterior s. internus: Fürbringer, Gadow.

3) N. pectoralis major: Cuvier, Carus und d'Alton, Watson. — N. pectoralis: Haswell, Fürbringer, Carlsson. — N. thoracicus anterior resp. einer des Nn. thor. anteriores: Tiedemann, Marbach, Stannius. — N. thoracicus inferior oder einer derselben: Thuet, Gurlt. — Nerve on pectoralis major et minor: Selenka, de Man. — N. pectoralis s. thoracicus anterior: Gadow, Smith.

Digitized by Google

löst sich in der Nähe des N. coraco-brachialis posterior, nach ihm oder gleichzeitig mit ihm, als einheitlicher runder Nerv vom Plexus ab, ohne getrennte Wurzeln erkennen zu lassen. Weiterhin verläuft er neben diesem Nerven ventral- und lateralwärts nach der Achselhöhle und tritt, nachdem er sich früher oder später (insbesondere bei Carinaten) in 2 Hauptäste gespalten, als N. pectoralis thoracicus (*p.*, *p.th*) an die Innenfläche seines Muskels, mit seiner Hauptmasse in dessen Insertionsteil sich einsenkend. Beide Aeste sind meist ungefähr gleich stark oder nicht selten ist der vordere, seltener der hintere der stärkere. Der vordere Ast verteilt sich in dem von der Clavicula und dem vorderen Abschnitte der Crista sterni entspringenden Teil dieses Muskels und versorgt auch den M. pectoralis propatagialis mit seinen die Fleischmasse des M. pect. thoracicus durchsetzenden Fäden (N. pectoralis propatagialis). Der hintere Ast innerviert die vom hinteren Abschnitte der Crista und von der Sternalfläche kommende Partie des M. pect. thoracicus und giebt bei der Mehrzahl der Vögel bei seinem Eintritte in diesen Muskel oder kurz vorher einen feinen, nach hinten verlaufenden Zweig, N. pectoralis abdominalis (*p.a.*, *p.abd*) ab, der sich im M. pectoralis abdominalis verzweigt. Vorwiegend bei den Ratiten kommt außer dem N. pect. thoracicus (ein N. pect. propatagialis und N. pect. abdominalis ist hier, abgesehen von Apteryx, nicht mehr entwickelt) auch ein N. cutaneus pectoralis (*p. cut*) zur Beobachtung, der mit oder in der Nähe des Hauptnerven vom Plexus abgeht und sich im Axillarteile der den Pectoralmuskel deckenden Haut verbreitet; bei den Carinaten konnte er nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Der N. pectoralis entspricht im Ganzen dem gleichnamigen Nerven (resp. N. thoracicus anterior der Autoren) bei den Reptilien und Säugetieren resp. den hinteren (caudalen) Nn. thoracici anteriores der letzteren. Die kräftige Ausbildung des vorderen Astes, die mit der hohen Entfaltung des vorderen Abschnittes des M. pectoralis zusammenhängt, ist typisch für die Vögel, aber auch bereits bei den Reptilien, obschon in viel minderem Grade, entwickelt. Der N. pectoralis propatagialis repräsentiert eine specielle Differenzierung der Carinaten, der N. pectoralis abdominalis eine Eigentümlichkeit der Vögel, zu der indessen auch bei Krokodiliern und Lacertiliern spurenweise Homologa existieren. Der N. cutaneus pectoralis findet sich bei Reptilien in höherer Entfaltung und kommt nur den tiefer stehenden Vögeln in mehr oder minder rudimentärem Verhalten zu.

e) N. coraco-brachialis anterior s. externus (*cbr. a*) [1]). In der Regel ein ziemlich schwacher bis schwacher Nerv, der ebenso gut als 1. Ast des N. brachialis longus inferior aufgefaßt werden kann, aber, da er mitunter ziemlich proximal entspringt, bereits hier behandelt wird; in den meisten Fällen löst er sich mehr peripher und in größerer oder geringerer Entfernung vom N. pectoralis (*p*) von dem Hauptstamme (N. brach. lg. inf.) ab. Bei diesem mehr peripherischen Abgange ist er oft dem N. biceps genähert resp. entspringt, wenn auch selten, gemeinsam mit demselben. Der Nerv wendet sich (bei den Carinaten) zum distalen Ende des Proc. medialis humeri und geht hier zwischen Vorderfläche des Humerus und Ursprungsteil des M. biceps in einem weiten (distal-konvexen) Bogen rückläufig proximalwärts, bis er seinen Muskel erreicht, den er von dem medialen Rande und der angrenzenden Außenfläche her mit einigen Zweigen versorgt. Bei den Ratiten zeigt sein Verlauf einfachere und primitivere Verhältnisse. Eine größere Komplikation, infolge sekundärer Differenzierung seines Muskels, zeigt der Nerv bei Crypturus. Andererseits findet sich eine hochgradige Reduktion bei vielen Passeres. Der N. coraco-brachialis anterior sendet auch meist, bevor er an den Humerus tritt, einen feinen R. articularis an das Schultergelenk und den benachbarten Bereich des Humerus ab.

Der Nerv ist dem N. coraco-brachialis externus der Chelonier, dem N. coraco-brachialis brevis der Lacertilier und dem N. coracobrachialis der Krokodilier homolog; allgemeinere Homologien bestehen auch mit den Rr. coraco-brachiales des N. musculocutaneus der Säugetiere, während eine komplete Uebereinstimmung mit dem speciellen Nerven der menschlichen Anatomie kaum festzuhalten ist.

f) N. cutaneus brachii et antebrachii inferior medialis (*cut. inf, N. cut. br. inf*) [2]). Ziemlich schwacher Hautnerv, der indessen den ihm parallel laufenden N. cut. brach. superior (*cut. sup.*) meist etwas an Größe übertrifft. Er entstammt der letzten oder vorletzten oder den beiden letzten Wurzeln des Plexus und löst sich in sehr wechselnder Höhe des Plexus von

1) N. coraco-brachialis externus s. anterior: Fürbringer, Gadow, Smith. — Wahrscheinlich N. deltoideus minor: Haswell

2) N. cutaneus medius brachii: Tiedemann, Meursinge. — External cutaneous nerve: Owen. — N. cutaneus brachii inferior, N. cut. brachii et antebrachii inferior: Fürbringer, Gadow.

Digitized by Google

der hinteren Circumferenz des N. brachialis longus inferior ab; und zwar findet sein Abgang seltener vor oder während der Ansenbildung, in der Regel nach derselben und selbst nicht selten nach der Ablösung des N. pectoralis (*p*) vom Plexus statt. Mitunter geht er früher als der N. cutaneus brachii superior und ziemlich häufig gleichzeitig mit ihm ab, wobei er nicht selten anfangs mit ihm verbunden sein kann; gewöhnlich löst er sich aber später als derselbe ab. Wie dieser kann er auch mit 2 Wurzeln beginnen. Nach seinem Abgange verteilt er sich hauptsächlich in der Haut der Medial- und Ventro-medial-Fläche des Oberarmes und des Propatagiums und geht ferner zum proximalen Bereiche der ventralen Vorderarmfläche; glatte Hautmuskeln werden auch von ihm versorgt, doch besitzen die bezüglichen feinen Fäden lange nicht die Bedeutung wie die entsprechenden Teile des N. cut. brach. sup., da die von ihnen innervierte Hautmuskulatur (Federmuskulatur) viel unbedeutender ist als die von jenem Nerven versorgte. Die Verbreitung des N. cut. br. inf. am Vorderarm ist nicht konstant; hier wird der Nerv von Hautzweigen des R. radialis (superficialis) n. brachialis longi inferioris abgelöst und vertreten.

Der Nerv entspricht dem N. cut. brach. et antebrach. medialis der Reptilien. Eine Homologisierung mit dem N. cut. internus major (medius) der menschlichen Anatomie ist nur zum Teil gestattet; letzterer zeigt eine viel weitere und mehr distal gehende Verbreitung, die bei den Vögeln größtenteils durch oberflächliche Aeste des N. brach. long. inf. am Vorderarm besorgt wird. Auch existieren Beziehungen zwischen dem Nerven der Vögel und Teilen des menschlichen N. cut. internus minor (medialis).

g) N. brachialis longus inferior (*Br. inf*, *N. br. lg. inf*) [1]). Endast und zugleich Hauptstamm der Nn. brachiales inferiores, der, abgesehen vom N. pectoralis, alle diese Aeste an Stärke übertrifft. Er entstammt in der Regel den meisten Plexuswurzeln mit Ausnahme der ersten; nur in seltenen Fällen beteiligt sich auch der zweite oder letzte nicht an seiner Zusammensetzung. Nach Abgang der Nn. coraco-brachialis posterior (*cbr. p*) und pectoralis

1) Gemeinschaftlicher Stamm des N. medianus, ulnaris und musculo-cutaneus: Cuvier, Haswell. — Gemeinschaftlicher N. medianus und ulnaris, N. medio-ulnaris: Tiedemann, Marbach, Gurlt, Owen, Meursinge, de Man, Carlsson, Haswell. — N. medianus: Thuet. — N. brachialis longus inferior: Fürbringer, Gadow. — Teil des Anterior brachial nerve: Haswell.

Digitized by Google

(p) tritt er in die Achselhöhle und erstreckt sich in derselben, direkt vom M. pectoralis gedeckt und durch die Sehne des M. anconaeus coracoideus vom N. brachialis long. sup. s. radialis geschieden, lateralwärts, wobei er zuerst den N. coraco-brachialis anterior (*cbr. a*) abgiebt, wenn dieser Nerv sich nicht schon vorher vom Plexus abgelöst hat. Weiterhin geht er in sehr gestreckt S-förmigem Verlaufe längs des Humerus, wobei er der medialen Circumferenz des M. anconaeus humeralis und des Humerus aufliegt und zum Teil vom M. biceps gedeckt werden kann, dem er auch einen bis einige Rr. musculares abgiebt. Meist im distalen Bereiche des Oberarmes teilt er sich in 2 Hauptäste, einen mehr radialen R. radialis n. brach. longi inferioris (N. medianus) und einen mehr ulnar verlaufenden R. ulnaris n. brach. longi inferioris (N. ulnaris), von denen der erstere schnell in eine Anzahl Zweige zerfällt, die sich am Propatagium sowie der Haut und Muskulatur des radialen Bereiches von Vorderarm und Hand verteilen, während der letztere sich zunächst ungeteilt ulnarwärts wendet und erst danach mit vielen Zweigen an der Haut (inkl. Hautmuskulatur der Federn) und den Muskeln des ulnaren Bereiches von Vorderarm und Hand sich verteilt. Diese Teilung erfolgt in wechselnder Weise meist im Bereiche des distalen Drittels des Oberarmes, kann aber auch ausnahmsweise früher, gleich hinter der Mitte (Caprimulgus) und selbst im Bereiche des 2. Viertels des Humerus geschehen (Cypselus). Im distalen Bereiche des Oberarmes geht zugleich ein feines Fädchen, und zwar, je nachdem die oben erwähnte Teilung später oder früher stattfindet, vom Hauptstamme oder vom radialen Aste ab, das den M. brachialis inferior versorgt.

Von den angeführten Muskelästen wurde der N. coraco-brachialis anterior (*cbr. a*) bereits oben (p. 344) genauer besprochen. Der oder die Rr. musculares für den M. biceps, N. biceps ((*b*, *N. bic*) gehen in der Regel (doch nicht ohne Ausnahme) noch vor der Mitte des Humerus vom Hauptstamme (bei Cypselus wegen der frühen Teilung des Stammes vom R. radialis) ab und begeben sich meist zum Medialrande der Innenfläche des proximalen Bereiches des M. biceps, wo sie sich mit mehreren Zweigen verteilen; mitunter können sie förmliche Ansen miteinander bilden, ehe sie in den Muskel eintreten. Bei den Impennes fehlt der Nerv, wie sein Muskel. Ist ein selbständiger M. biceps propatagialis vorhanden, so repräsentiert der ihn versorgende N. biceps propatagialis einen sehr früh sich ab-

spaltenden Zweig des N. biceps oder einen selbständigen Nerv, der sich proximal vom N. biceps (coracoideus) vom Hauptstamme ablöst. Der feine N. brachialis inferior (*br. inf*) zweigt sich in der Regel erst vom distalen Bereiche des N. brach. long. inf. resp. von dessen radialem Aste ab, meist aber proximaler, als der von ihm versorgte Muskel beginnt; der Nerv läuft daher als zarter und gewöhnlich ziemlich langer Faden zu der Oberfläche seines Muskels und verbreitet sich hier mit mehreren Zweigen. Bei Struthio existieren zwei Nn. brach. inf., von denen der ulnare dem der anderen Vögel gleichwertig ist. — Außer diesen Muskelzweigen geht oft der N. cutaneus brachii et antebrachii inferior (*cut. inf*) vom proximalen Teil des N. brach. long. inf. ab, sowie eine wechselnde Anzahl feiner Fädchen, welche für Periost, Knochen, intermuskuläres Bindegewebe etc. bestimmt sind.

Der N. brachialis longus inferior entspricht dem gleichnamigen Nerven der Reptilien und somit in der Hauptsache, wie bereits Cuvier betont hat, den Nn. musculo-cutaneus, medianus und ulnaris der menschlichen Anatomie. Die hier beschriebenen Muskeläste (N. coraco-brachialis anterior, N. biceps und N. brachialis inferior) sind bei den Vögeln einzeln vom Hauptstamme abgehende Nerven, während sie sich bei dem Menschen in der Regel zum Muskelteil des N. musculo-cutaneus gesammelt haben. Der N. biceps propatagialis repräsentiert eine den Vögeln eigentümliche Differenzierung des N. biceps.

---

§ 19.

Muskeln der Schulter und des Oberarmes[2]).

(Vergl. Taf. XIX—XXII, Fig. 198—262.)

Litteratur[1]).

Vicq d'Azyr, F. Mémoires pour servir à l'anatomie des oiseaux. Mém. Acad. Roy. d. Sc. Paris, 1772, p. 617 f., 1773, p. 566 f. (Ausführliche Beschreibung der Muskeln.)

---

1) Das hier mitgeteilte Litteraturverzeichnis enthält gleichfalls nur die wichtigeren Titel, wobei ich im übrigen auf das von mir 1888 gegebene genauere Verzeichnis verweise.

2) Zur eigenen Untersuchung dienten:

Struthiornithes (*Struthioniformes*, Struthiones): Struthio camelus (2 größere Exemplare, mehrere Embryonen).

Rheornithes (*Rheiformes*, Rheae): Rhea americana (2 Ex.).

Merrem, Bl., Von den Muskeln des weißköpfigen Adlers. Verm. Abh. a. d. Tiergeschichte, Göttingen 1781, p. 144 f.

Hippalectryornithes (*Casuariiformes*, Casuarii): Casuarius galeatus.

Palamedeiformes (Palamedeae): Chauna chavaria.

Pelargornithes: *Anseriformes* (Anseres): Somateria mollissima (mehrere Ex.), Fuligula marila, Querquedula crecca, Anas boschas (mehrere Stadien), A. (Mareca) penelope, Tadorna cornuta, Cygnus atratus, C. ferus, Bernicla brenta, Anser cinereus (mehrere ausgewachsene Ex. und Embryonen), Cereopsis novae hollandiae. — *Podicipediformes* (Colymbo-Podicipedes): Colymbus arcticus, Podiceps cristatus, P. cornutus, P. minor. — *Ciconiiformes*: 1) Phoenicopteri: Phoenicopterus ruber (mehrere Ex.); — 2) Pelargo-Herodii: a) Plataleidae: Platalea leucorodia (2 Ex.), Ibis rubra, Threskiornis religiosa; b) Ciconiidae: Ciconia alba, C. nigra; c) Ardeidae: Ardea cinerea, A. purpurea, Herodias garzetta, Botaurus stellaris, Nycticorax caledonicus; — 3) Accipitres: a) Gypogeranidae: Gypogeranus serpentarius; b) Cathartidae: Cathartes aura, Catharista atrata; c) Gypo-Falconidae: Nisus communis (2 Ex.), Buteo vulgaris (2 Ex.), Aquila (Uraëtos) audax, Pandion haliaëtos, Haliaëtos albicilla, Tinnunculus alaudarius (mehrere Ex.); — 4) Steganopodes: a) Phalacrocoracidae: Plotus melanogaster, Phalacrocorax carbo (mehrere Ex. und Embryonen), Sula bassana; b) Pelecanidae: Pelecanus rufescens; c) Fregatidae: Fregata aquila.

Procellariiformes (Tubinares): Fulmarus glacialis, Oestrelata mollis, Puffinus obscurus.

Aptenodytiformes (Impennes): Spheniscus demersus.

Charadriornithes: *Charadriiformes*: 1) Laro-Limicolae: a) Charadriidae: Charadrius pluvialis, Vanellus cristatus, Himantopus recurvirostris, Recurvirostra avocetta (Embryonen und mehrere ausgewachsene Ex.), Numenius phaeopus, Limosa rufa (Embr. und ausgew. Tiere), Totanus calidris (Embr. und ausgew. Ex.), Rhynchaea variegata; b) Chionididae: Chionis alba; c) Laridae: Larus glaucus, L. marinus, Chroicocephalus ridibundus (Embr., junge und ausgew. Ex.), Sterna hirundo (Embr., junge und ausgew. Ex.), Anous stolidus; d) Alcidae: Alca torda (2 Ex.), Uria troile; — 2) Parrae (Parridae): Parra sinensis; — 3) Otides (Otididae): Otis tarda.

Gruiformes: 1) Eurypygae: Eurypyga helias; — 2) Grues: a) Gruidae: Geranus paradisea, Grus canadensis, Aramus scolopaceus; b) Psophiidae: Psophia leucoptera; c) Cariamidae: Chunga burmeisteri.

Ralliformes: 1) Fulicariae: Rallus gularis, Crex pratensis, Ocydromus australis, Eulabeornis philippensis, Gallinula superciliosa, Fulica atra, Porphyrio indicus; — 2) Hemipodii: Hemipodius pugnax.

Alectorornithes: *Apterygiformes* (Apteryges): Apteryx australis. — *Crypturiformes* (Crypturi): Crypturus noctivagus. — *Galliformes*: 1) Galli: Talegalla Lathami (2 Ex.), Megacephalon

Wiedemann, C. R. W., Von den Muskeln des Schwans. Arch. f. Zool. u. vergl. Anat., II, p. 68 f. Braunschweig 1802. (Gute Beschreibung.)

---

maleo, Crax alector (2 Ex.), Cr. yarelli, Urax mitu, Numida meleagris, Meleagris gallopavo, Perdix cinerea, P. javanica, Cryptonyx coronatus, Bonasa silvestris, Tetrao tetrix, T. urogallus, Gallophasis nycthemerus, Gallus domesticus (zahlreiche Embr. u. ältere Ex.), Ceriornis satyrus, Pavo cristatus, Argus giganteus; — 2) Opisthocomi: Opisthocomus cristatus.

Columbiformes: 1) Pterocletes: Pterocles fasciatus (2 Ex.); — 2) Columbae: Didunculus strigirostris, Goura coronata, G. victoriae, Ptilinopus apicalis, Carpophaga pacifica, Columba livia var. domestica (Embr. u. ältere Ex.), C. oenas, C. palumbus.

Psittaciformes (Psittaci): Sittace severa, Conurus pertinax, Psittacus erithacus (2 Ex.), Platycercus palliceps, Psittacula cana, Chrysotis autumnalis, Eclectus cardinalis, Trichoglossus ornatus, Lorius garrulus, Melopsittacus undulatus, Cacatua (Plictolophus) sulfurea.

Coracornithes: *Coccygiformes* (Coccyges): a) Musophagidae: Corythaix persa (2 Ex.); b) Cuculidae: Cuculus canorus (2 Ex.), C. sonnerati, Zanclostomus sumatranus, Phoenicophaes curvirostris. — Galbulae: Galbula rufoviridis. — *Pico-Passeriformes*: 1) Pico-Passeres: A. Pici: a) Capitonidae: Megalaema corvina, M. duvauceli, Capito erythrocephalus; b) Rhamphastidae: Rhamphastus discolorus, Rh. piscivorus; c) Indicatoridae: Indicator major; d) Picidae: Meiglyptes tristis (2 Ex.), Gecinus viridis, Dendrotypes analis, Picus (Dendrocopus) major, Campephilus malherbii; — B. Passeres: a) Pseudoscines: Atrichia rufescens; b) Passeridae s. Passeres s. str.: Eurylaemus javanicus, Cymbirhynchus macrorhynchus, Pitta atricapilla, P. cyanura, Pipra lineata, Megarhynchus pitangua, Pteroptochus albicollis, Hylactes castaneus, Grallaria guatemalensis, Herpsilochmus pileatus, Furnarius figulus, Synallaxis cinnamomea, Picolaptes affinis, Cassicus haemorrhous, Sturnus vulgaris, Lamprotornis insidiator, Urocissa sinensis, Garrulus glandarius, Cyanocorax cyanopogon, Corvus corone, Hyphantornis textor, Amadina fasciata, Coccothraustes personatus, Molothrus pecoris, Calyptrophorus cucullatus, Rhamphocelus dimidiatus, Calliste tricolor, Nectarinia mystacalis, Arachnothera inornata, Prosthemadera novae zeelandiae, Certhia familiaris, Hirundo rustica, Turdus pilaris, Copsychus macrurus, Megalurus palustris, Bombycilla phoenicoptera, Ixos chrysorhoeus, Artamus leucopygialis, Dicrurus longus, Myiagra coerulea; — 2) Macrochires: a) Cypselidae: Dendrochelidon clecho, Cypselus apus, Collocalia esculenta, C. fuciphaga, C. nidifica; b) Trochilidae: Phaethornis superciliosus; — 3) Colii (Coliidae): Colius castanonotus. — Trogones: (Trogonidae): Harpactes temminki. — *Halcyoniformes*: 1) Halcyones: a) Halcyoninae: Dacelo chloris, D. gigas, Halcyon recurvirostris, Todiramphus sacer, Pelargopsis

Digitized by Google

Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 1. éd., I, p. 262, p. 277, p. 293, p. 296. Paris 1805.
Tiedemann, Fr., Zoologie. II. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel, Heidelberg 1810, p. 238, p. 302 f. (Ziemlich genaue Beschreibung, gute Litteraturangaben.)
Nitzsch, Chr. L., Osteographische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel, Leipzig 1811, p. 83. (Os humero-capsulare.)
Carus, C. G., Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. Heft I, Leipzig 1826, p. 14 f. (Muskeln von Falco, Nisus und Cypselus.)
Meckel, J. Fr., System der vergleichenden Anatomie. III, p. 505 f. Halle 1828. (Gute Beschreibung der Muskeln zahlreicher Vögel.)
Schöpss, C. G., Beschreibung der Flügelmuskeln der Vögel. Meckel's Arch. f. Anat. u. Phys., Leipzig 1829, p. 72 f. (Ausgezeichnete Beschreibung der Flügelmuskeln vieler Vögel.)
Meckel, J. Fr., Beiträge zur Anatomie des indischen Casuars. Meckel's Arch. f. Anat. und Phys., Leipzig 1830, p. 200 f., p. 242 f. (Gute Beschreibung und Vergleich mit den Muskeln von Struthio, Rhea und Otis.)
Owen, R., Article Aves. Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. I, London 1835—36, p. 290 f.
Cuvier, G., Leçons d'anatomie comparée, 3. éd., I, Bruxelles 1836, p. 137, p. 143, p. 148 f., p. 604.
d'Alton, E., De strigum musculis commentatio. Halix 1837. (Gute Beschreibung der Muskeln einiger Eulen.)
Thuet, M. J., Disquisitiones anatomicae psittacorum. Diss. inaug., Turici 1838. (Propatagialis, sowie Nerven für die Flügelmuskeln der Papageien.)
Mayer, A. Fr. J. C., Analekten für vergleichende Anatomie. II, Bonn 1839. (Casuarius, Cygnus.)
Owen, R., On the Anatomy of the Apteryx australis. P. II, Myology. Trans. Zool. Soc., 22. II. 1842, p. 27 f. London 1848.
Sundevall, C. J., Om Foglarnes vingar. Kon. Vet. Ak. Förh., 1843, p. 303 f.

---

javana; b) Alcedininae: Alcedo bengalensis, A. ispida; — 2) Bucerotes: a) Upupidae: Upupa epops; b) Bucerotidae: Buceros convexus, Bucorvus abyssinicus; — 3) Meropes (Meropidae): Merops apiaster, M. philippinus, M. quinticolor. — Todi: a) Momotidae: Momotus brasiliensis; b) Todidae: Todus dominicensis. — *Coraciiformes*: 1) Coraciae (Coraciidae): Eurystomus orientalis; — 2) Caprimulgi: a) Caprimulgidae: Caprimulgus europaeus, Scotornis longicaudus; b) Steatornithidae: Steatornis caripennis; c) Podargidae: Podargus cuvieri, P. humeralis; — 3) Striges (Strigidae): Glaucidium passerinum, Athene noctua, Ketupa javanensis, Bubo maximus, Asio otus (2 Ex.), Syrnium aluco, Strix flammea. — Auch hier wurden in der folgenden Beschreibung die Struthioniformes, Rheiformes, Casuariiformes und Apterygiformes des öfteren als Ratiten, alle übrigen Subordines als Carinaten zusammengefaßt.

Prechtl, J. J., Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien 1846, p. 31 f.

Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin 1846, p. 273 f.

Gurlt, E. F., Anatomie der Hausvögel, Berlin 1849, p. 21 f.

Meursinge, N., Verhandeling over de bonte Kraai (Corvus cornix). Bekr. Prysvraag, Groningen 1851, p. 133 f. (Genaue Beschreibung.)

Pfeiffer, H., Zur vergleichenden Anatomie des Schultergerüstes und der Schultermuskeln bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien. Diss. inaug. Gießen 1854, p. 23 f. (Vorwiegend Struthio.)

Jäger, G., Das Os humero-scapulare der Vögel. Sitzber. d. K. K. Ak. d. Wiss. zu Wien, math.-nat. Kl., XVIII, p. 387 f. Wien 1857. (Ausgezeichnete Darstellung mit Berücksichtigung der benachbarten Schultermuskeln.)

Coues, E, Osteology of the Colymbus torquatus, with notes on its myology. 16. IX. 1863. Mem. Boston Soc., nat. hist., I, p. 131 f. Boston 1866—69.

Owen, R., Comparative Anatomy of Vertebrates, II, p. 84 f. London 1866.

Magnus, H. Fr., De musculis costarum sternique avium. Diss. inaug. Vratislaviae 1867. (Genaue Beschreibung bei vielen Vögeln.)

Milne-Edwards, A., Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Paris 1867/68, Tome I. (Treffliche Abbildungen der Muskeln von Uraëtos und zum Teil Gallus.)

Rüdinger, N., Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel. Gekr. Preisschr., 1868, p. 77 f., p. 99 f., p. 105 f. (Mäßige Beschreibung der Muskeln verschiedener Vögel.)

Rolleston, G., On the Homologies of certain Muscles, connected with the Shoulder-joint. Trans. Linn. Soc. London, XXVI, p. 609 f., 1868. (Genaue Vergleichung einzelner Schultermuskeln der Vögel, Krokodilier und Säugetiere.)

Selenka, E., Sur la morphologie des muscles de l'épaule chez les oiseaux. Arch. néerl. sc. ex. et nat., V. La Haye 1870. (Deutung einiger Schultermuskeln.)

— Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI, 4. Vögel, Lief. 3 u. 4, p. 90 f. Leipzig und Heidelberg 1870. (Gute Beschreibung der Muskeln.)

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jenaische Zeitsch., VII, p. 237—320. Leipzig 1873. (Muskeln: p. 260—278 und p. 292—314.)

de Man, J. G., Vergelijkende myologische en neurologische studiën over Amphibiën en Vogels. Acad. proefschr., Leiden 1873, p. 81 f. (Genaue Beschreibung der Flügelmuskeln einiger Paradiseidae und Corvidae.)

Perrin, B., On the Myology of Opisthocomus cristatus. Trans. Zool. Soc. London, 4. XI. 1873. IX, p. 353 f. London 1876.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. II. Jenaische Zeitschr., VIII, p. 175—280. Jena 1874. (Muskeln: p. 186—221 und 239—276.)

Alix, E., Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux, Paris 1874. II. Myologie, p. 367 f. (Treffliche Beschreibung der Muskulatur im allgemeinen, Vergleich mit den Reptilien.)

— Mémoire sur l'ostéologie et la myologie du Nothura major. II. Myologie. Journ. d. Zool., p. Gervais. III, p. 252 f. Paris 1874. (Gute und eingehende Beschreibung.)

Ulrich, C. P., Zur Charakteristik der Muskulatur der Passerinen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., N. F., XI, p. 28 f. Berlin 1875. (Gute Beschreibung der Muskeln, namentlich der Mm. deltoides bei den Passerinen und anderen Vögeln.)

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. III. Morphologisches Jahrb., I, 1875, p. 636—816. Leipzig 1876. (Muskeln: p. 688—808.)

Garrod, A. H., On some anatomical characters which bear upon the major divisions of the Passerine Birds. I. Proc. Zool. Soc. London, 1846, p. 506 f. (Eingehende Beschreibung des Propatagialis brevis bei sehr zahlreichen Coracornithes.)

Gervais, P. et Alix, E., Ostéologie et myologie des Manchots ou Spheniscides. Journ. de Zool., p. Gervais, VI, p. 424 f. Paris 1877. (Genaue Beschreibung der Muskeln von Eudyptes.)

Sabatier, A., Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la série des Vertébrés. Ext. de Mém. d. l'Ac. d. Sc. et Lettr. de Montpellier, Sect. d. Sc., IX. Montpellier et Paris 1880. (Ausgedehnte Vergleichung der Schulter- und Oberarmmuskeln mit denen des Beckens und Oberschenkels, auch Mitteilungen über die bez. Muskeln der Vögel enthaltend.)

Forbes, W. A., Report on the Anatomy of Petrels (Tubinares), coll. during the Voyage of H. M. S. Challenger. Rep. Sc. Res. Zoology, IV, p. 1 f. London 1882. (Treffliche Beschreibung einzelner Schultermuskeln, insbes. d. Propatagialis bei vielen Tubinares.)

Watson, M., Report on the Anatomy of the Spheniscidae, coll. by H. M. S. Challenger. Rep. Sc. Res. Zoology, VII, p. 1—244. London 1883. (Ausgezeichnete Beschreibung der Muskulatur vieler Impennes.)

Carlsson, A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Schwimmvögel. Bidr. K. Svensk. Vet. Akad. Handl., XI, 3, p. 1 f. Stockholm 1884. (Muskeln von Eudyptes, Alca, Mormon, Mergulus.)

Helm, Fr., Ueber die Hautmuskeln der Vögel etc. Journ. f. Ornith., XXXII, p. 321 f. Leipzig 1884. (Umfangreiche und fleißige Untersuchung bei sehr vielen Vögeln.)

Filhol, H., Observations anatomiques, relatives à diverses espèces de Manchots. Rec. des Mém. etc., Passage de Vénus III, 2, p. 65 f Paris 1885. (Genaue Darstellung der Muskulatur vieler Impennes.)

Gadow, H., Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, VI, 4, Lief. 11, 12, 1885. Anatomischer Teil. Leipzig u. Heidelberg 1891. (Umfassende und sehr gute Darstellung der Muskulatur; in den Deutungen folgt der Verf. fast durchweg der von mir 1884 gegebenen Nomenklatur.)

Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, I, p. 281—736. Jena u. Amsterdam 1888. (Sehr ausführliche Darstellung der Schultermuskeln der Vögel unter Berücksichtigung der Innervation bei sehr vielen Vögeln, Vergleichung mit Reptilien und Säugetieren.)

Shufeldt, R. W., The Myology of the Raven (Corvus corax sinuatus). London 1890. (Genaue, aber hinsichtlich der wissenschaftlichen Deutung der Muskulatur veraltete Darstellung; die Nerven sind nicht berücksichtigt.)

Smith, J. W., Notes on the Anatomy of Spheniscus demersus. Stud. Anat. Dep. Owen's Coll., I, p. 103 f. Manchester 1891.

Parker, T. J., Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Phil. Trans., Vol. 182 B, p. 103 f. London 1891. (Darstellung der Schultermuskeln.)

Buchet, G., Recherches sur un faisceau musculaire de l'aile des oiseaux, muscle omo-brachial. Journ. Anat. Phys., XXVIII, p. 282 f. Paris 1892. (Gute Beschreibung des längst bekannten M. scapulo-humeralis anterior bei vielen Vögeln; Verf. ist der Ansicht, daß der Muskel bisher nur von Alix abgebildet, aber von Niemand beschrieben worden sei.)

Newton, A., and Gadow, H., A Dictionary of Birds. London 1893—1896. (Ueber Schultermuskeln, p. 605—608.)

Beddard, F. E., and Mitchell, P. Ch., On the Anatomy of Palamedea cornuta. Proc. Zool. Soc. London, 1894, p. 536 f. (Ziemlich genaue Darstellung der Muskeln.)

Marshall, W., Der Bau der Vögel. Leipzig 1895. (Kurze und allgemein gehaltene Notizen über Schulter- und Oberarmmuskeln: p. 109—115.)

Beddard, F. E., The Structure and Classification of Birds. London 1898. (Ueber Schulter- und Oberarmmuskeln: p. 78—87.)

Buri, R. O., Anatomie des Flügels von Micropus melba und einigen anderen Coracornithes, zugleich Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Cypselidae. Jenaische Zeitschr., XXXIII, p. 362 f. Jena 1900. (Sehr genaue Darstellung der Schulter- und Flügelmuskeln unter Berücksichtigung der Innervation bei Micropus (3 Spec.), Chaetura, Collocalia, Trochilus und zum Teil bei einigen anderen Trochiliden, Hirundo, Chelidonaria, Progne, Anthotreptes, Picus, Jynx, Colius (3 Spec.), Caprimulgus, Nyctidromus, Steatornis, Podargus.)

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. IV. Jenaische Zeitschr., XXXIV, p. 215 f. Jena 1900. (Muskulatur: p. 394—519.)

Digitized by Google

Außerdem sei noch auf folgende längere oder kürzere Darstellungen einzelner Muskeln, Sehnen und Sesambeine bei einzelnen Vögeln, welche zum großen Teile systematischen Zwecken dienen, verwiesen:

Alix über Rhea (M. supracoracoideus) (1874), über den M. brachialis inferior (1874). — Amans (1885).

Beddard über Scopus (1884), Cariama (1886), Caprimulgidae (Caprimulgus, Nyctidromus, Chordeiles, Steatornis, Podargus, Aegotheles) (1886), Striges (1886), Accipitres (1889), Bucerotidae (1889), Chunga (1889), Psophia (1890), Podica (1890), Rhinochetus (1891), Heliornis (1893), Rhynchops (1896), Aechmophorus (1896), Alcedinidae (1896), Phaeton (1897), Scythrops (1898), Apteryx (1899). — Beddard and Parsons über Psittaci (1893). — Blix über das Gewicht der Flugmuskeln (1885). — Buchet über allgemeine Verhältnisse und Funktion des Propatagialis longus (1888). — Burmeister über den M. pectoralis der Trochiliden (1856).

Crisp über den M. pectoralis der Trochiliden (1862). — Cunningham über Dacelo (1870).

Ch. L. Edwards über das Gewicht der Brustmuskeln bei zahlreichen Vögeln (1886).

Forbes über Eurylaemidae (1879), Leptosoma (1880), Parridae (1881), Eupetes (1881), Galbulidae und Bucconidae (1882), Rhamphastidae und Capitonidae (1882), Todidae (1882), Xenicidae (1882). — Fürbringer über Innervation der Schultermuskeln (1879), über Homologien derselben (1883—1885).

Gadow über Cracidae (1877), Phoenicopterus (1877), Pterocles (1882). — Garrod über Heteralocha (1872), Steatornis (1873), Columbae (1874), Pelargi (1875), Aramus (1876), Plotus (1876), Megacephalon (1878), Plotus (1878), Indicator (1878), Opisthocomus (1879). — Giebel über Haliaëtos (1857), Podoa (1861), Os humero-scapulare und Patella ulnaris (1866). — Gruber über den M. deltoides (1879).

Harting über Muskelgewichte (1869). — van Hasselt und Kuhl über Haliaëtos und Fulica (1820). — Haswell über Muskelinnervation (1879), über die Columbae (1879, 1882). — Haughton über Struthio, Dromaeus, Rhea und verschiedene Carinaten (1866). — Hector über den Propatagialis von Diomedea (1894). — Heusinger über Striges (1822). — Hildebrandt über Struthio (1805). — Humphry über einzelne Muskeln, insbesondere den Serratus metapatagialis (1872). — Huxley (1873).

Jacquemin über das Os humero-scapulare von Corvus (1837). — Jeffries über das Epicarpium (1882). — Jovanowitsch (1876). — Jullien über Aptenodytes (1882).

Klemm über Corvus 1864.

Lauth über den Propatagialis von Ardea und Gallus (1830). — Legal und Reichel über Funktion der Flugmuskeln (1879). — L'Herminier (1827, 28). — Lucas über das Epicarpium (1882), über den M. deltoides major der Cypselidae (1896, 1899).

Digitized by Google

Macalister über Struthio (1864). — Magnus über den M. supracoracoideus (1868), über die Funktion einzelner Brustmuskeln (1869). — Meckel über das Os humero-scapulare (1825). — Milne-Edwards, A., über Mesites (1879). — Milne-Edwards, H., über einige Brustmuskeln (1875). — Mitchell über Chauna (1895).

Nitzsch (aus seinem Nachlasse von Giebel herausgegeben) über Larus und Lestris (1857), Upupa (1857), Coracias (1857), Cypselus (1857), Psittaci (1862), Passeres (1862), Cygnus, Anser und Anas (1862), Vultur (1863), Picidae (1866), Gypaëtos (1866).

Oustalet über Talegalla (1880).

T. J. Parker über Apteryx (1890, 1891).

Reichenow über den M. supracoracoideus der Gressores (1877). — Reid über Aptenodytes (1835). — Reinhardt über Sesambeine im Propatagialis (1874). — Retzius über Homologien einiger Schultermuskeln (1842).

Schneider über den Propatagialis (1789). — Shufeldt über das Epicarpium (1881), Eremophila (1881), amerikanische Tetraonidae (1881), Lanius (1881), über das Os humero-scapulare von Cinclus (1882), über die Nichtexistenz desselben bei den Cathartidae (1883), über Geococcyx (1887), über den Cucullaris propatagialis (Dermo-tensor patagii Shufeldt) (1887, 1888), über Speotyto (1889), Macrochires (1890), Differenzen verschiedener Flugmuskeln bei Cypselidae und Trochilidae (1893). — Stejneger über den Cucullaris propatagialis (1888). — Strasser, Abbildung der Flugmuskeln (1877), über den Vogelflug (1885). — Sundevall über die Homologien einiger Schultermuskeln (1851). — Sutton über die Sehne des M. supracoracoideus (1884), über die Sehnenschlinge des M. latissimus dorsi der Impennes (1885).

Viallane über die Hautmuskeln von Lophorina (1878).

Wagner über die Patella ulnaris (1827), Allgemeines über Schultermuskeln (1843). — Weitzel über einige Muskeln im allgemeinen (1865). — Weldon über Phoenicopterus und die Pelargi (1883).

Young über einzelne Muskeln (1872).

Die Muskeln der Schulter und des Oberarmes der Vögel repräsentieren, wie die ihnen Ursprung und Insertion gebenden Skeletteile, die höchste und einseitigste Differenzierung des Sauropsidentypus. Die Anschlüsse für diese Muskulatur sind somit bei den lebenden Reptilien zu suchen, da wir über die Muskulatur der auch als nähere Verwandte der Vögel angegebenen fossilen Reptilien (Dinosaurier, Patagiosaurier) nichts wissen. Uebrigens geben genauere Untersuchungen an die Hand, diese genealogischen Zusammenhänge zwischen Dinosauriern und Patagiosauriern mit den

Vögeln nicht zu überschätzen; vieles, was hier homogenetisch erscheint, ist Analogie, Parallelerscheinung.

Relativ die meisten Anknüpfungspunkte unter den lebenden Reptilien gewähren die Krokodilier, namentlich aber die Lacertilier. Die Mehrzahl der Muskelbildungen der Vögel läßt sich durch den Vergleich mit denen der Lacertilier, einzelne auch durch Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Krokodiliern verstehen. Hinsichtlich ganz weniger Gebilde sind auch Anschlüsse an die Chelonier zu beobachten. Auch hier zeigt sich aber deutlich, daß die Bildungen bei den Vögeln, obschon denen der erwähnten Reptilien-Abteilungen genähert, sich nicht direkt von ihnen ableiten lassen, sondern sich von dem Sauropsidenstamme ablösten, ehe noch die Differenzierung der einzelnen Reptilien-Abteilungen zu Stande gekommen war. Wie sich diese Anschlüsse auf die einzelnen Muskeln verteilen, soll in der Folge ausgeführt werden.

Die höhere Differenzierung der Schulter- und Armmuskulatur beruht in erster Linie auf einer außerordentlich mächtigen Entfaltung derjenigen Muskeln, welche vornehmlich die Hauptbewegungen des Flügels bestimmen. Die Ursprünge dieser Muskeln beschränken sich danach nicht auf die Stellen, wo sie bei den Reptilien beginnen, sondern haben sich in mannigfachster Weise auf die benachbarten Skeletteile ausgedehnt, wodurch zum Teil sehr weitgehende Verlagerungen und Kreuzungen der dorsalen und ventralen Muskelgruppen entstanden sind. Fast durchweg wiegt die Tendenz zur ventralwärts gehenden Wanderung vor, wodurch der an sich schon durch ansehnliche Muskelmassen ausgezeichnete ventrale Bereich eine weitere Vermehrung seines Volumens gewonnen hat, — ein für das Luftleben der Vögel und die Erhaltung ihres Gleichgewichtes sehr wichtiges Moment. In vielen Fällen genügt das Skelettsystem nicht mehr für den Ursprung der bezüglichen Muskelbildungen, weshalb hier andere Vorrichtungen bindegewebiger Natur ausgebildet sind, um die Ursprungsfläche zu vergrößern. Auf der anderen Seite zeigen sich wieder diejenigen Muskeln, welche für die Flugbewegung weniger in Frage kommen, minder entfaltet und selbst reduciert.

Damit steht im Zusammenhang eine besonders große Selbständigkeit dieser Muskeln. Oft sind sie durch mehr oder minder große Luftsäcke gesondert, und zwischen diesen hat sich an gewissen Stellen das intermuskuläre Bindegewebe zu besonders festen Zügen, sog. Ankerungen (Nitzsch), konzentriert, die einerseits der

Muskelwirkung eine ganz bestimmte Direktion geben, andererseits die Verbindung von Flügel und Rumpf verstärken helfen.

Eine weitere Differenzierungsrichtung spricht sich in der hohen Entfaltung von Aberrationen an die Hand und die subcutane Fascie aus. Damit tritt die Muskulatur einmal in nähere Beziehung zu den beiden großen Hautduplikaturen des Flügels, den sog. Flugmembranen, von denen ich die kleine hintere in der Achselbeuge als Metapatagium, die größere vordere in der Ellenbeuge als Propatagium bezeichnete, dann aber auch zu den durch eine sichere Entwickelung der Federn (Contourfedern) gekennzeichneten Stellen, den sog. Pterylen (NITZSCH). Auf diese Weise entstehen besondere oberflächliche Schichten, die von den meisten Autoren dem Hautmuskelsystem zugerechnet wurden, aber mit der echten aus glatten Muskelfasern bestehenden Hautmuskulatur durchaus nicht zu verwechseln sind. Doch auch zu dieser können gewisse Elemente der Flügelmuskeln in direktere Beziehung treten.

Nach Lage, Ursprung und Insertion, sowie Innervation können die Muskeln der Schulter und des Oberarmes der Vögel in folgender Weise eingeteilt werden:

A. Durch N. vago-accessorius und vor dem Plexus brachialis befindliche Nn. cervicales innerviert.

Ursprung vom Hinterkopfe und subcutan (fasciös) von der dorsalen Mittellinie des Halses und des Anfanges des Rückens; Insertion am ventralen Teile des Brustgürtels (insbesondere der subcoracoidalen Clavicula, bei den Ratiten auch am Acromion und Procoracoid) und sehr oft auch am Sternum und an der Brustfascie; außerdem mit Aberrationen an den Rücken, die Schulter und das Propatagium:

Cucullaris (Cucullaris + Sterno-cleido-mastoideus)
inkl. *Cuc. dorso-cutaneus*, *Cuc. propatagialis*,
Cuc. omo-cutaneus etc.

B. Durch Nn. thoracici superiores innerviert.

Ursprung von den Wirbeln und Rippen (Vertebro-costalia) und der zwischen ihnen liegenden Fascie; Insertion an der Scapula und zum Teil auf den dorsalen Teil der Clavicula übergreifend, außerdem mit Aberrationen an das Metapatagium.

Digitized by Google

a) Ursprung von den Proc. spinosi der Wirbel (nebst Sacrum). Insertion am Dorsalrande und Dorsalsaum der Innenfläche der Scapula, zum Teil auch an der supracoracoidalen Clavicula:
Rhomboides superficialis.
Rhomboides profundus.

b) Ursprung von den Rippen (und zum Teil den Proc. transversi der Wirbel). Insertion an dem Ventralrande und der Innenfläche der Scapula; auch mit Aberrationen an das Metapatagium:
Serratus superficialis.
Serr. spf. anterior.
Serr. spf. posterior.
Serr. spf. metapatagialis.
Serratus profundus.

C. Durch N. thoracicus inferior innerviert.

Ursprung von dem Sternum und den Rippen (Sternocostalis). Insertion an dem Coracoid:
Sterno-coracoideus (*superficialis* und *profundus*).

D. Durch Nn. brachiales inferiores innerviert.

Ursprung vom Sternum, dem ventralen Bereiche des Brustgürtels und der ventralen Fläche des Humerus (sowie mit aberrierendem Ursprunge auch von der subcutanen Fascie und selbst vom Os pubis). Insertion hauptsächlich an der ventralen Circumferenz des Humerus und des Vorderarmes; auch mit Aberration zum Propatagium (und ausnahmsweise zum Metapatagium). Bei den meisten Muskeln vorwiegend flexorische Funktion.

a) Hauptursprung vom Sternum, von da aber auch auf Clavicula, Membrana sterno-coraco-clavicularis (bei Ratiten auch Coracoid) sowie auf verschiedene Fascien und selbst die Haut resp. Fascie der Brust und des Bauches bis zum Os pubis übergreifend. Insertion an der Ventralfläche der Crista lateralis des Humerus, mit Aberration an das Propatagium. Innervation durch die metazonal verlaufenden Nn. pectorales (Pectoralis-Gruppe):
Pectoralis.
Pectoralis thoracicus (Pectoralis I).
Pectoralis propatagialis.
Pectoralis abdominalis.

Digitized by Google

b) Hauptursprung vom Coracoid und der Membrana sterno-coraco-clavicularis, Nebenursprung vom Sternum. Insertion am Tuberculum laterale. Innervation durch den prozonal oder diazonal verlaufenden N. supracoracoideus (Supra-coracoideus-Gruppe):

Supracoracoideus (Pectoralis II).

c) Ursprung vom Coracoid. Insertion am Humerus. Innervation durch die metazonalen Nn. coraco-brachiales (Coraco-brachialis-Gruppe).

α) Ursprung von dem vorderen resp. äußeren Teil des Coracoid (Acrocoracoid), Insertion an der Ventralfläche des Humerus:

Coraco-brachialis externus s. anterior.

β) Ursprung von dem hinteren resp. inneren Teil des Coracoid, oft auf das Sternum übergreifend, Insertion am Tuberculum mediale des Humerus:

Coraco-brachialis internus s. posterior (Pectoralis III).

d) Hauptursprung von der Außenfläche des Coracoid, accessorischer Ursprung bald vom Sternum, bald vom Humerus. Insertion am Vorderarm (Radius und Ulna); auch mit Aberration zum Propatagium. Innervation durch den N. biceps (Biceps-Gruppe):

Biceps.

Biceps brachii.

Biceps propatagialis.

e) Ursprung vom distalen Teile der Ventralfläche des Humerus. Insertion am Vorderarm (namentlich Ulna). Innervation durch den N. brachialis inferior:

Brachialis inferior.

E. Durch Nn. brachiales superiores innerviert.

Ursprung vom dorsalen Bereiche des Rumpfes (Wirbel nebst Sacrum, Vertebrocostalia und Os ilei) und vom Brustgürtel (Scapula, Clavicula, Coracoid inkl. Membrana sterno-costo-clavicularis, selbst bis zum Sternum übergreifend). Insertion an der dorsalen Circumferenz des Oberarmes und Vorderarmes; auch mit Aberrationen zum Propatagium und Metapatagium. Vorwiegend extensorische Funktion.

a) Hauptursprung von den Proc. spinosi der Wirbel, Nebenursprung vom Os ilei, den Vertebrocostalia und ausnahms-

weise der Scapula. Insertion an der dorsalen Circumferenz des Humerus, auch mit Aberration an das Metapatagium und die Spinalflur. Innervation durch die Nn. latissimi dorsi (Latissimus-Gruppe):

Latissimus dorsi und *Teres major.*

Lat. dorsi anterior und *Teres major.*

Lat. dorsi posterior.

Lat. dorsi metapatagialis.

Lat. dorsi dorso-cutaneus [1]).

b) Ursprung von der Außenfläche des vorderen Bereiches der Scapula und Clavicula, sowie oft weiter greifend von Coracoid, Membrana sterno-coraco-clavicularis und Sternum. Insertion an der dorsalen Circumferenz des Humerus (vornehmlich Proc. lateralis), auch mit Aberrationen an das Propatagium. Innervation durch den N. axillaris (Deltoides-Gruppe):

Deltoides major (sens. lat.).

Deltoides propatagialis (*brevis* und *longus*).

Deltoides major.

Deltoides minor (Teres minor).

c) Ursprung von der Außenfläche des hinteren Teiles der Scapula. Insertion an der dorsalen Circumferenz des Humerus (vornehmlich Proc. medialis). Innervation durch die Nn. scapulo-humerales (Scapulo-humeralis-Gruppe) [2]):

Scapulo-humerales (*profundi*).

Scapulo-humeralis anterior.

Scapulo-humeralis posterior.

d) Hauptursprung von der Innenfläche des primären Brustgürtels und der Membrana coraco-clavicularis, accessorischer Ursprung von der Innenfläche der Clavicula und des Sternums, sowie von dem ventralen Außensaume der Scapula. Insertion am Tuberculum mediale humeri. Innervation durch den N. subcoracoscapularis (Subscapularis-Gruppe) [2]):

---

1) Die mitunter zur Schulterfläche gehenden Aberrationen können als Latissimus omo-cutaneus bezeichnet werden.

2) Die Scapulo-humerales und der Subcoracoscapularis stehen in dem Verhältnisse einer näheren Zusammengehörigkeit und können auch als Subscapularis-Gruppe im weiteren Sinne zusammengefaßt werden.

Subcoracoscapularis.

Caput coracoideum (Subcoracoideus).

Caput scapulare internum (Subscapularis internus).

Caput scapulare externum (Subscapularis externus).

e) Ursprung vom Brustgürtel und Humerus, Insertion an der Ulna. Innervation durch die Nn. anconaei (Anconaeus-Gruppe):

Anconaeus.

Caput scapulare (+ *claviculare*) (Anconaeus scapularis + clavicularis).

Caput coracoideum (Anconaeus coracoideus).

Caput humerale (Anconaeus humeralis).

Die in den verschiedenen Systemen angeführten Aberrationen verteilen sich in folgender Weise:

A. Auf das Propatagium: Cucullaris propatagialis, Pectoralis ppt., Biceps ppt. und Deltoides ppt.

B. Auf das Metapatagium: Cucullaris metapatagialis, Serratus mpt., (Pectoralis thoracicus mpt.), (Pectoralis abdominalis mpt.), Latissimus dorsi mpt.

C. Auf die Spinalflur: Cucullaris dorso-cutaneus, Latissimus d-c.

D. Auf die Schulterflur: Cucullaris omo-cutaneus, (Latissimus o-c.).

E. Auf die Unterflur: Pectoralis abdominalis.

Bei den an das Propatagium und Metapatagium aberrierenden Muskelzipfeln fungiert das Bindegewebe dieser beiden Duplikaturen gewissermaßen als gemeinschaftliche Endsehne für die aus den verschiedenen Bereichen abstammenden Muskelköpfe. Mit der nötigen Reserve kann man sonach auch von einer propatagialen und metapatagialen Endsehne (Tendo propatagialis und metapatagialis) sprechen und die gesamten Bildungen schlechtweg als A. Propatagialis und B. Metapatagialis zusammenfassen.

---

1. Cucullaris s. Trapezius und Sterno-cleido-mastoideus (*cuc*)

(inkl. Cucullaris dorso-cutaneus (*cuc. dc.*), C. metapatagialis, C. propatagialis (*cr. pt*) und *C. omo-cutaneus* (*cuc* ><, *cuc. oc*).

a) *Cucullaris*:

Subcutaneus colli, Hautmuskel des Halses, Halshautmuskel: Wiedemann, Tiedemann, d'Alton, Gurlt, Nitzsch, Giebel.

Kappenmuskel, Cucullaris, Trapèze (meist in 2 Teilen): Meckel (Anatomie: Struthio), Schöpss (Struthio), Cuvier-Laurillard (Struthio) Pfeiffer (Casuarius), Selenka (Struthio, Aptenodytes), Weldon, Fürbringer, Beddard 1898, Buri.

Kappenmuskel und Kopfnicker, Sterno-cleido-mastoideus und Cucullaris: Meckel (Casuarius), Mayer (Casuarius), Fürbringer.

Panniculus carnosus, first division: Reid.

Sterno-cervicalis, Teil des Sterno-maxillaris (exkl. die dem Sternohyoideus vergleichbaren Fasern) und wahrscheinlich Dermo-spinalis: Owen (Apteryx).

Caput longum m. tensoris membranae anterioris alae: Thuet.

Seitenhalsmuskel: Nitzsch.

Fronto-cutaneus: Nitzsch.

Cutaneous muscle: Coues (inkl. Spincter colli).

Cleido-mastoïdien, confondu avec le peaucier du cou: Alix.

Peaucier du cou (plan profond): Alix, Gervais et Alix, Filhol, Buchet.

Trapèze claviculaire: Viallane.

Panniculus carnosus: Watson.

Tiefe Lage des Cucullaris: Gadow.

Subcutaneus colli und Dermo-furcularis: Helm.

Dermo-temporalis, Dermo-dorsalis und Dermo-cleido-dorsalis: Shufeldt.

Dermo-temporalis: Beddard and Mitchell, Mitchell.

b) *Cucullaris dorso-cutaneus*:

Vorderer Teil des Fronto-iliaque: Viallane.

Cucullaris dorso-cutaneus: Fürbringer, Beddard 1898, Buri.

Teil des Dermo-spinalis: Helm.

Dermo-dorsalis: Shufeldt.

c) *Cucullaris propatagialis*:

Caput longum m. tensoris membranae anterioris alae: Thuet.

Vom Halshautmuskel (Seitenmuskel, Fronto-cutaneus) abgegebene Sehne zum M. tensor patagii magnus: Nitzsch.

Temporo-alaire: Viallane.

Pars propatagialis m. cucullaris s. Cucullaris propatagialis, Propatagialis cucullaris: Fürbringer, Stejneger, Beddard 1898, Buri.

Faisceau musculaire du peaucier du cou au tenseur marginal: Buchet.

Dermo-tensor patagii: Shufeldt.

Slip from the M. cucullaris to the M. propatagialis (longus and brevis): Newton-Gadow.

Digitized by Google

d) *Cucullaris omo-cutaneus*:
Wohl Dermo-spinalis (*e.p*): Owen (Apteryx).
Cucullaris omo-cutaneus: Fürbringer, Buri.

e) *Cucullaris pectori-cutaneus*:
Cucullaris pectoro-cutaneus: Buri.

Der M. cucullaris (cucullaris + sterno-cleido-mastoideus) stellt einen langen und meist dünnen Muskel dar, der sich vom Hinterkopfe bis zum Anfange der Schulter und Brust erstreckt und dabei mehr oder minder vollständig den Halsbereich einnimmt. Seine Länge entspricht der Länge des Halses, ist also mäßig bei den kurzhalsigen Vögeln (z. B. den Psittaci und Coracornithes), sehr ansehnlich bei denjenigen, welche durch einen sehr langen Hals gekennzeichnet sind (z. B. den Ratitae, Pelargonithes, Gruiformes etc.).

Ventral tritt er in mehr oder minder innigen Zusammenhang mit dem M. cleido-hyoideus resp. sterno-cleido-hyoideus und zeigt zu ihm sowie zu seinem eigenen Partner sehr wechselnde Beziehungen; dorsal ist er in seinem hinteren Bereiche mit dem Muskel der Gegenseite meist innig verbunden. Hinten liegt er gewöhnlich dem vorderen Saume des M. rhomboides superficialis auf; in einzelnen Fällen (z. B. bei Struthio, Rhea, Colymbus, Ciconia nigra [ind.]) kann er auch fester mit demselben verbunden sein. Er deckt die tiefere Halsmuskulatur, ist aber von dieser bei einigermaßen gut entwickelter Pneumaticität durch die cervicalen Luftsäcke getrennt; namentlich bei hochgradig pneumatischen Vögeln (z. B. den Palamedeae, Steganopodes, Bucerotes, Coraciidae, Podargidae etc.) kann er durch dieselben fast vollständig (abgesehen von den zu ihm und zur Haut tretenden Nerven und Gefäßen) von seiner Unterlage abgehoben sein. Andererseits wird er in mehr oder minder großer Ausdehnung in der proximalen Hälfte (z. B. bei Cygnus) bis fast vollständig (z. B. Struthio) von dem M. sphincter colli direkt gedeckt und ist in der Regel demselben recht innig angeschlossen, so daß eine Trennung dieser Muskeln nicht immer leicht ist; mitunter, besonders bei guter Ausbildung des M. cucullaris dorso-cutaneus (s. p. 366), können sich Fasern beider Muskeln vollkommen miteinander verweben. Soweit der Muskel nicht vom M. sphincter colli bedeckt wird, also meist im hinteren Bereiche, liegt er direkt unter der Haut und ist gleichfalls ziemlich eng mit derselben verbunden; hier und da (z. B. bei den Bucerotes, Meropes etc.) finden sich aber auch hier Unterbrechungen des Zusammenhanges durch Luftsäcke.

Digitized by Google

Die Dicke des Muskels ist niemals eine bedeutende. Bei einigen Vögeln (z. B. bei Casuarius, den Impennes, einigen Fulicariae [namentlich Ocydromus], Talegalla etc.) kann er leidlich kräftig sein; meist ist er nur mittelstark bis dünn, oft sogar recht dünn (namentlich bei Apteryx, Cygnus, Phoenicopterus, den Ardeidae, Parra, einzelnen Coracornithes, insbesondere Buceros). Selten wird der Muskel nach hinten zu stärker (z. B. bei Spheniscus); meist bleibt er gleichmäßig oder wird nach hinten schwächer und kann dann auch in einzelne Bündel zerfallen oder zu mikroskopischer Feinheit sich zurückbilden. Durch seine wenig voluminöse Entwickelung, durch seine innigen Beziehungen zu dem M. sphincter colli und zur Haut, sowie durch seine Selbständigkeit gegenüber der tieferen Halsmuskulatur gewinnt er den Anschein eines Hautmuskels, ein Verhalten, das noch dadurch verstärkt wird, daß er nicht selten in seinem hinteren Bereiche mannigfache Aberrationen an die Haut und Unterhaut des Rückens, der Schulter und des Propatagiums abgiebt.

Nach Art des Ursprunges lassen sich zwei Teile unterscheiden: ein Kopfteil, der vom Hinterkopfe ausgeht, und ein Halsteil, der von der Dorsalkante des Halses in sehr wechselnder Weise beginnt. Beide enden meist gemeinsam an dem subcoracoidalen Bereiche der Clavicula, können aber von da aus weiter auf das Lig. cristo-claviculare, das Sternum, die Pectoralfascie übergreifen und, wie bereits bemerkt, noch weiter aberrieren; mitunter (z. B. bei den Psittaci) kann die ursprüngliche Hauptinsertion an der Clavicula sehr unbedeutend werden und ganz und gar gegen die anderen zurücktreten. Je nach der Entfaltung, namentlich des Halsteiles, bildet der gesamte Muskel bald eine ziemlich einheitliche Lage (meiste Ratiten, Charadriidae, Otis, Fulicariae, Crypturus, niedere Galli), bald beginnt er im Bereiche des Ursprunges mehr oder minder deutlich in seine beiden Teile zu zerfallen, während er in seiner Hauptausdehnung noch einheitlich bleibt (Casuarius, Colymbus, meiste Accipitres und Steganopodes, Tubinares, Spheniscus, Alcidae, Fulicariae, einige Galli, z. B. Numida, Meleagris, Coccyges, Halcyones, Bucerotes, Caprimulgi und Striges); der Zerfall erstreckt sich unter fernerer Rückbildung des Halsteiles über die ganze Ursprungshälfte (Chauna, meiste Anseres, Ciconia, Cathartes, Colius, Harpactes); er geht noch weiter, so daß beide Teile nur noch im Insertionsbereiche eine einheitliche Masse bilden (Phoenicopterus, Chunga, Psophia, Cypselidae, Meropes, Todi); schließlich können bei noch weiterer Reduktion

Digitized by Google

des Halsteiles, beide Teile bis zum Ende mehr oder minder deutlich geschieden sein (Pelecanus, Tetraonidae und Phasianidae, Columbiformes, Alcedo, Phaethornis, alle untersuchten Pico-Passeres).

Der Kopfteil (Pars cranialis) (*cuc. 1, K. Th*) entspringt bei den verschiedenen Vögeln in etwas wechselnder Weise von dem Bereiche des Os squamosum und Os occipitale und kann bei stärkerer Entwickelung von da aus auf den Proc. postorbitalis des Os frontale oder auf das Os quadratum, die Fascia masseterica und selbst auf die Articular- und Angularteile der Mandibula übergreifen (besonders bei Crypturus, Galli etc.). Am Anfange meist nicht unkräftig und gewöhnlich von mäßiger Breite, wird er bald dünner und breiter und zieht nun, früher oder später mit dem Halsteile, sowie mit dem M. cleido-hyoideus (sterno-cleido-hyoideus) verbunden, an der Seitenfläche des Halses in descendentem resp. bei langem Halse in longitudinal-descendentem Verlaufe nach hinten. Hierbei ist er ventral von dem Muskel der Gegenseite durch einen schmalen Zwischenraum getrennt (z. B. bei Struthio, Colymbus, Larus, Pelecanus, Cygnus etc.) oder berührt ihn (z. B. bei Rhea, Fuligula, Galli) oder verbindet sich namentlich gegen das Ende zu mit ihm (z. B. bei Casuarius, Carbo, Spheniscus); dorsal ist er dem Muskel der Gegenseite bald mehr genähert (z. B. bei Struthio), bald mehr von ihm entfernt (z. B. bei den Anseres, bei Pelecanus).

Während dieses Verlaufes kann der Kopfteil einheitlich bleiben; er kann aber auch in allen Stufen der Entwickelung eine dorsale Aberration ausbilden, die in ihren ersten Anfängen in Gestalt von zerstreuten Aberrationen an die Halshaut auftritt (z. B. bei Phoenicopterus, Platycercus etc.), allmählich aber sich zu einem besonderen dorsalen Muskelzuge (dorsale Abteilung des Kopfteiles) entfaltet, der neben der Rückenkante des Halses nach dem Anfange des Rückens zu verläuft, während dann allein die ventrale größere Abteilung den ursprünglichen Verlauf des ganzen Kopfteiles beibehält. Diese dorsale Abteilung repräsentiert den M. cucullaris dorso-cutaneus (*cuc. dc*). Bei sehr vielen Vögeln (z. B. bei Crax, den Ardeidae, Fulicariae, den meisten Psittaci, den Coccyges, Merops, Dendrochelidon etc.) ganz unbedeutend und sehr früh im Halsbereiche endend, gewissermaßen erst die bestimmte Tendenz zur Bildung eines besonderen Zuges aussprechend, entfaltet er sich bei anderen (z. B. bei Catharista, Puffinus, den Laro-Limicolae, vielen Gruiformes, Crypturus, Ca-

catua, den Pico-Passeriformes, Alcedo und den Todi) zu einem mehr oder minder gut ausgebildeten Muskelbande, das sich oft schon von der Mitte des Halses ab von der ventralen Abteilung sondert, nicht selten durch aberrierende Fasern des M. sphincter colli verstärkt wird und bis zum Anfange des Rückens longitudinal nach hinten läuft, wobei es meist oberflächlich über den Halsteil hinwegzieht und zugleich zur Spinalflur und den größeren ihr angehörenden Federn Beziehung gewinnt. Entweder endet es hier frei (z. B. bei Larus, Crypturus, Cacatua, Harpactes), oder es tritt zu dem von hinten ihm entgegenkommenden M. latissimus dorso-cutaneus (*l. d. dc*) in mehr oder minder nahe Beziehungen, die in ihren ersten Anfängen durch die beide Muskeln trennende und ihnen zugleich zur Insertion dienende Fascie vermittelt werden (z. B. bei den Alcidae und meisten Charadriidae, Campephilus), weiterhin unter Entfaltung dieser Fascie zu einer elastischen Zwischensehne zwischen beiden (! Fig. 237) eine größere Intimität gewinnen (z. B. bei einzelnen Charadriidae, den Pici [mit Ausnahme der Picidae] [Fig. 237], Hirundo) und schließlich zur vollkommenen Verschmelzung beider Abteilungen zu einem vom Kopfe bis zum Becken reichenden Muskelzuge (Fronto-iliacus Viallane) führen, welcher der Spinalflur ungefähr in ihrer ganzen Länge angeschlossen ist (z. B. bei Dendrotypes, Meiglyptes, Atrichia, der Mehrzahl der Passeres) (Fig. 238). — Bei besonders kräftiger Entwickelung des M. cucullaris dorso-cutaneus, der dann über den Anfang des scapularen Bereiches ging, wurde auch eine sekundäre Aberration desselben zum Metapatagium, M. cucullaris metapatagialis, beobachtet (Alca, wahrscheinlich auch Uria).

Der ventrale Hauptzug des Kopfteiles resp., wenn der M. cucullaris dorso-cutaneus nicht entwickelt ist, der ganze Kopfteil begiebt sich zum Anfange der Brust, um hier in einer wiederum sehr variablen Weise zu inserieren. Bei den Carinaten mit ausgebildeter Clavicula repräsentiert der ventrale Bereich des subcoracoidalen Teiles derselben meist die hauptsächlichste, bei vielen Vögeln sogar die einzige Insertionsstelle. Von da aus kann sie aber weiter auf das Lig. cristo-claviculare (z. B. bei Fulmarus, Larus, Corythaix etc.), auf den Anfang der Crista sterni (z. B. bei Chauna, Carbo, Puffinus, Parra, Megacephalon etc.) und auf die Fascia pectoralis (z. B. bei Cathartes und einigen anderen Accipitres, bei Spheniscus, den Alcidae und meisten Charadriidae, Hemipodius, Crypturus, den Galliformes, Columbiformes und

Digitized by Google

Psittaciformes) übergreifen. Mitunter kommen sämtliche Anheftungsstellen zur Geltung, mitunter ist die eine oder andere, selbst die an der Clavicula, zu Gunsten der anderen aufgegeben. Bei Reduktion der Clavicula (z. B. bei mehreren Psittaci, einzelnen Pici, Atrichia) tritt das die Clavicula ersetzende Lig. claviculare auch als Insertionsstelle für dieselbe ein. — Da wo ein höher ausgebildeter Kropf sich findet (bei einigen Accipitres, namentlich aber bei Crypturus, den Galliformes, Columbiformes und Psittaciformes) inseriert eine oberflächliche Lage des Muskels meist an der Fascie des M. pectoralis und steht durch dieselbe mit diesem Muskel selbst in festerem Zusammenhange, während die tiefere und meist schwächere sich dorso-proximalwärts um den auf der Furcula und dem Anfange des M. pectoralis liegenden Kropf herumschlägt und von ihm bedeckt an der Clavicula endet. Sie bildet somit eine Art M. levator für denselben; nicht selten ist sie zu einer sehr schwachen, vorwiegend fibrösen Lamelle rückgebildet.

Abgesehen von diesen Insertionen gewinnt eine mehr oberflächliche Aberration nach der Haut oder Unterhaut der Schulter und nach dem Beginne des Propatagium eine besondere Bedeutung. In den ersten Anfängen und sich noch nicht eigentlich bis zum Propatagium erstreckend, kommt sie zur Beobachtung bei mehreren Accipitres, den Laridae, bei vielen Galli (besonders bei den Cracidae), Columbae (minimal), sehr vielen Coracornithes (sehr schwach bei Merops, den Alcedinidae, Momotus, Podargus, Eurystomus und den Striges, etwas besser bei Corythaix, einigen Cuculidae, Colius, Caprimulgus, ganz gut entfaltet bei Atrichia, einigen tiefer stehenden Passeres und den Macrochires). In höherer Ausbildung reicht sie bis zum Anfangsteile des Propatagium und bildet hier einen minder oder mehr ansehnlichen Muskelzipfel, der sich direkt oder indirekt (durch Vermittelung einer verschieden langen elastischen Sehne) mit dem Propatagialis longus verbindet. Dieser M. cucullaris propatagialis (*cuc.pt*) findet sich bei den Psittaci, den Pici im weiteren Sinne, der Mehrzahl der Passeres und bei den Upupidae und zeigt hier die verschiedensten Entwickelungsstufen; meist kleiner als der M. deltoides propatagialis longus, kann er (z. B. bei Hirundo, Artamus etc.) auch größer als derselbe werden. Bei den Psittaci, wo ihn bereits Nitzsch und Thuet auffanden, zeigt er die höchste Entfaltung, indem hier die Hauptmasse des Kopfteiles in ihn übergeht und oft nur ein verschwindend kleiner Teil desselben an Brustgürtel

Digitized by Google

und Sternum etc. inseriert. Bucorvus läßt jede derartige Aberration vermissen, jedenfalls infolge sekundärer Rückbildung.

Bei den Ratiten mit beträchtlich reduzierter oder gänzlich fehlender Clavicula endet der Kopfteil gemeinsam mit dem Halsteile an der ventralen Hälfte des Procoracoids und dem vorderen Saume des Sternums (Struthio) oder an dem vorderen Teile des Brustbeines (Rhea, Casuarius) oder an dem medialen $^1/_3$ und distalen $^1/_4$ dieses Knochens (Apteryx). Man wird diesen Wechsel der Insertion auf verschiedenartige Verkümmerungszustände des sekundären und primären Brustgürtels zurückführen müssen und zugleich darin ein neues Moment für die sehr verschiedene systematische Stellung der einzelnen Repräsentanten dieser Sammelgruppe erblicken.

Der Halsteil (Pars cervicalis) (*cuc. 2*, *H. Th*) beginnt von der Rückenkante des Halses und geht in der Hauptsache zu der subcoracoidalen Clavicula, wo er gemeinsam mit oder dorsal neben dem Kopfteile inseriert. Sein Ursprung beginnt nur ausnahmsweise und partiell von Wirbeldornen (hinterster Teil bei Struthio). In der Regel ist er infolge der Rückbildung der Proc. spinosi der Cervicalwirbel und der hohen Entwickelung der tiefen Halsmuskulatur durchaus von dem Skeletsystem abgelöst und beginnt an der Dorsalkante des Halses von einem mittleren Sehnenstreifen (Linea alba, Raphe), der den Muskel zugleich mit der Gegenseite verbindet, meist durch nur lockeres Bindegewebe mit der Wirbelsäule in Verband steht und alle möglichen Grade der Ausbildung zeigen kann; nicht selten, namentlich im hinteren Bereiche des Halses, kann er so reduziert sein, daß die Muskeln beider Seiten an der Dorsalkante des Halses fast unmittelbar ineinander übergehen. Der Halsteil inseriert bei den Carinaten in der Regel am Innenrande des dorsalen Bereiches der subcoracoidalen Clavicula, mitunter auch an der acrocoracoidalen Clavicula, wobei er zum Teil von der Insertion des Kopfteiles gedeckt wird und meist nicht leicht von derselben zu trennen ist; Aberrationen an die Fascie finden auch statt (s. u.). Bei den Ratiten übernimmt das Acromion und der dorsale Bereich des Procoracoids (resp. der Proc. procoracoideus) und der Membrana procoracoidea die Stelle der Clavicula; auch Anheftung an die Fascie des M. supracoracoideus wird hier beobachtet.

Bei ansehnlicher Ausbildung erstreckt sich der Halsteil im direkten Anschlusse an den Kopfteil über den größeren distalen Halsbereich und den ersten Anfang des Rumpfbereiches, bei ge-

Digitized by Google

ringerer Entwickelung repräsentiert er ein mitunter recht schmales Bündel am Ende des Halses, das sich von dem Kopfteile getrennt und entfernt hat und nur noch in dessen Nähe inseriert. Zwischen beiden Extremen finden sich alle möglichen Uebergänge, die zugleich erkennen lassen, daß die größere Entfaltung und der Anschluß an den Kopfteil das primäre Verhalten, die mindere und separate Ausbildung eine sekundäre Reduktionserscheinung darstellt. Bei der höchsten Entfaltung erstreckt sich der Muskel je nach dem Grade seiner Entwickelung über die distalen $^5/_6$—$^1/_2$ des Halses (z. B. $^5/_6$ bei Rhea, $^3/_4$ bei Casuarius, Psittacula, $^2/_3$ bei Platycercus, Ketupa, $^3/_5$ bei Apteryx und einigen Psittaci, $^1/_2$ bei Struthio, Colymbus, Platalea, Procellaria, Spheniscus, Otis, Talegalla, Meleagris, den Cuculidae, Cypselus, Trogonidae, Bucerotidae, meisten Caprimulgi etc.); seine vorderen Fasern laufen longitudinaldescendent, seine mittleren descendent, seine hinteren transversal bis transversal-ascendent. Bei minderer Ausbildung beginnt sich der Halsteil vom dorsalen Bereiche her vom Kopfteile zu lösen und beschränkt sich auf die distalen $^3/_7$—$^1/_4$ (z. B. $^3/_7$ bei Anas, Cathartes, Sula, den Alcidae und meisten Charadriidae, Geranus, Fulica, Crypturus, Dacelo etc.; $^2/_5$ bei Fuligula, Cygnus, Merops, Podargus, $^1/_3$ bei Tadorna, Anser, Cereopsis, Threskiornis, Carbo, Larus, Colius, Eurystomus etc., $^1/_4$ bei Chunga, Anser, Eurypyga, Psophia, Argus, Eurylaemus, den Todi); seine vorderen Fasern besitzen eine descendente, seine hinteren eine im ganzen transversale Richtung; die mikroskopische Durchmusterung des Spaltes zwischen K. Th. und H. Th. zeigt in manchen Fällen noch vereinzelte quergestreifte Muskelfasern. Weiterhin wird der Halsteil schmäler und schmäler und kann von einer Breite von ca. 3 Wirbellängen sich bis zu der von $^1/_4$ Wirbellänge zurückbilden (z. B. 4—3 Wirbel bei den Phasianidae, Tetraonidae, Cracidae, Melopsittacus, 3—2 Wirbel bei Herodias, Conurus, Sittace, Cacatua, Indicator, Campephilus, Alcedo, 2—1 Wirbel bei Ardea, Columba, Megalaema, Capito, Dendrotypes, Meiglyptes, Atrichia, den meisten Passeres, 1—$^2/_3$ Wirbel bei Botaurus, Pterocles, Carpophaga, Ptilinopus, Pitta, Grallaria, Cyanocorax, Prosthemadera, Megalurus, $^1/_4$ Wirbel bei Pelecanus); in diesen, namentlich in den letzten Fällen, stellt er einen separaten transversalen Muskelzug dar. Bei Opisthocomus scheint er fast vollkommen reduziert zu sein. Es ist bemerkenswert, daß diese mannigfachen Stadien der Rückbildung sich nicht immer auf verschiedene Familien verteilen, sondern sich auch bei den verschiedenen

Digitized by Google

Gattungen innerhalb derselben Familien finden (vornehmlich bei den Anseres, Steganopodes, Galli, Psittaci, Passeres).

Mit dieser von vorn her kommenden Reduktion ist auch oft eine von hinten beginnende (Dünnerwerden des hinteren Teiles des Muskels, Verkümmerung der hintersten transversal-ascendenten Fasern) verbunden, sowie nicht selten (Chauna, viele Anseres, Sula, Chionis, Parra, Meleagris, mehrere Psittaci, Dicrurus, Bombycilla, Dacelo, Pelargopsis, Bucorvus, Eurystomus etc.) ein Zerfall des Halsteiles in einzelne Bündel.

Bei gewissen Abteilungen (Apteryx, den Anseres, Colymbo-Podicipedes, Sula, vielen Charadriidae, Fulicariae, einzelnen Galli, einzelnen Pici [Buri] etc.) kommen Aberrationen oberflächlicher Fasern an die Haut und Unterhaut der Schulter resp. an die Schulterflur (M. cucullaris omo-cutaneus (*cuc* ×) zur Beobachtung. Dieselben können sich bald mehr dorsal am Anfange des scapularen Bereiches (Apteryx), bald mehr ventral im Anfangsbereiche der Mm. deltoides und pectoralis propatagialis (Anseres, Charadriidae, Eulabeornis etc.) finden und stehen namentlich in den letzteren Fällen mit der Schulterflur in Verband. Buri beobachtete bei Trochiliden, einigen Passeres (Nectariniinae) und Colius auch Aberrationen an die Haut der Brust (M. cucullaris pectori-cutaneus Buri).

Innervation: Der vorderste Bereich des Kopfteiles wird von dem feinen R. accessorius externus s. posterior des N. vago-accessorius, der überwiegende übrige Teil des Muskels durch zahlreiche und ziemlich feine Zweige der vor dem Plexus brachialis befindlichen Cervicalnerven versorgt.

Die Deutung des vorliegenden Muskelkomplexes als M. cucullaris und sterno-cleido-mastoideus kann keinem Zweifel unterliegen: die partielle Innervation durch den R. externus des N. vago-accessorius, der Ursprung und die Insertion, die Lage und die Uebereinstimmung mit der gleichnamigen Muskulatur bei den Reptilien lassen keine andere Homologisierung zu. Demgemäß sind auch die Vergleiche mit den Halshautmuskeln der Säugetiere, mag man den Begriff derselben weiter fassen oder mag man darunter speziell das Platysma myoides verstehen, nicht annehmbar.

Der Muskel knüpft an die Bildungen bei den Reptilien, namentlich den Lacertiliern an und unterscheidet sich von denselben im wesentlichen nur quantitativ durch seine geringere Dicke und seine oberflächlichere und zugleich mehr proximale, auf den Hals beschränkte Lage.

Digitized by Google

Bei den meisten Lacertiliern noch ein mehr oder minder ansehnlicher Muskel, beginnt er bei gewissen Vertretern derselben (namentlich Uroplatidae, Helodermatidae, Iguanidae, gewissen Agamidae, Varanidae und den Chamaeleontidae) dünner zu werden und Unterbrechungen zu erleiden, die zu einer Sonderung in zwei ganz getrennte Muskeln (Capiti-sternalis und Dorso-scapularis) führen (vergl. Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln, III. Morph. Jahrb. I, 1875, p. 695 f. und IV. Jenaische Zeitschr. XXXIV, 1900, p. 401 f.) [1]). Bei den meisten Vögeln hat sich der Muskel noch mehr verdünnt; sein Zerfall dagegen ist nicht so weit gegangen wie bei den Krokodiliern, indem die Homologa des Capiti-sternalis und Dorso-scapularis derselben, die ich bei den Vögeln Kopfteil und Halsteil genannt habe, hinten resp. an der Insertion meist noch zusammenhängen. Doch zeigt insbesondere der Halsteil alle möglichen Stadien einer Rückbildung.

Mit dieser Verdünnung geht Hand in Hand die oberflächliche Lage des Muskels. Bei den Lacertiliern (und Crocodiliern) befindet sich der M. cucullaris + sterno-cleido-mastoideus ebenfalls direkt unter dem M. sphincter colli und der Haut, bietet aber durch seinen größtenteils von tieferen Schädelpartien und von Wirbeldornen ausgehenden Ursprung direktere Beziehungen zu tieferen Teilen dar; doch beginnt er hier unter partieller Aufgabe seiner Wirbelursprünge auch von der mehr oberflächlichen dorsalen Halsfascie auszugehen und zeigt im hinteren Bereiche Aberrationen an die Brust- und Schulterfascie. Diese superficielle Lage hat sich bei den Vögeln noch weiter ausgebildet, indem hier einmal mit der Rückbildung der Wirbeldornen und mit der noch höheren Differenzierung der spinalen Halsmuskulatur der Muskel in der Regel außer allen Connex zu den Wirbeln gekommen ist, indem ferner die bei den Reptilien nur schwach angedeuteten Abzweigungen an die Fascie zu einem hoch ausgebildeten Systeme von Aberrationen an Fascie und Haut (Cucullaris dorso-cutaneus, C. metapatagialis, C. propatagialis, C. omo-cutaneus, C. pectori-cutaneus) geführt haben, indem endlich durch die Entfaltung von cervicalen Luftsäcken der Muskel von seiner Unterlage abgehoben wurde und somit zugleich zu den ihn deckenden Gebilden, d. h.

---

1) Auch bei den Krokodiliern (Morph. Jahrb., I, 1875, p. 771 f. und 774) ist der Muskel in Kopf- und Halsteil zerfallen, im Kopfteil aber in ganz eigentümlicher Weise entwickelt. Es handelt sich hierbei um eine Parallele, nicht aber um einen Ausgangspunkt.

Digitized by Google

dem M. sphincter colli und der Haut des Halses in innigere Verbindung trat und dadurch den Anschein einer tieferen Schicht der Haut gewann. Außerdem geschieht auch der Ursprung von dem Kopfe bei den Vögeln mehr oberflächlich.

Was endlich die proximale Lage angeht, so läßt sich bereits bei den Reptilien erkennen, wie der dorsale, caudal vom Brustgürtel gelegene Abschnitt des Muskels sich successive rückbildet: bei den tieferstehenden Lacertiliern und bei Sphenodon ziemlich weit nach hinten über den M. latissimus dorsi sich hinwegziehend, erstreckt er sich bei den höheren Vertretern derselben (wie auch bei den Krokodiliern) nur noch bis zu dem Beginne dieses Muskels. Bei den Vögeln schließt er bereits mit dem Anfange des Brustgürtels ab.

Es ist nicht schwer zu sehen, daß dieses Verhalten mit der Wanderung der vorderen Extremität nach hinten im innigsten causalen Connexe steht. Durch diese hat sich sein Halsteil im Vergleiche zu dem der Reptilien successive mehr oder minder beträchtlich verlängert, die Ausbreitung des Muskels nach hinten ist aber nicht in dem Maße vorgeschritten, wie die Extremität nach hinten wanderte, so daß die Neubildung des Rückenteils unterblieb. Auch die Verdünnung mag zum Teil wenigstens dazu in einer gewissen Abhängigkeit stehen.

In Reaktion auf die hochgradigen Umwälzungen, denen die ganze bezügliche Region bei den Vögeln unterworfen wurde, hat der Muskel noch eine Anzahl von spezielleren Differenzierungen ausgebildet, die ihm manches Specifische verleihen, aber doch sämtlich auf die einfacheren Gebilde bei den Reptilien zurückgeführt werden können.

Der Muskel ist ebenfalls den Mm. cucullaris und sterno-cleido-mastoideus der menschlichen Anatomie homolog, aber nur durch Vermittelung des Bindegliedes der tieferstehenden Lacertilier damit zu vergleichen. Speciellere Homologisierungen sind bei der ganz entfernten Stellung der Säuger und Vögel nicht durchzuführen.

2. Rhomboides superficialis (*rh. spf*).

A. Bei den Ratitae:

Wahrscheinlich hinterster Teil des Kappenmuskels (Trapezius, Cucullaris): Meckel (Struthio), Schöpss, Rödinger.

Rautenmuskel: Meckel (Casuar).

Digitized by Google

Rhomboideus superior: Mayer (Casuar).
Trapezius: Owen (Apteryx), Haughton (Dromaeus).
Ob Rhomboideus minor?: Macalister (Struthio).
Rhomboides superficialis: Fürbringer.

B. Bei den Carinatae:

M. primus scapulae: Aldrovandi.
Trapezoïdes: Vicq d'Azyr.
Aufzieher des Schulterblattes: Merrem.
Trapèze, Kappenmuskel, Cucullaris, Trapezius: Cuvier, Wiedemann, Tiedemann, Carus, L'Herminier, Schöpss, Reid, d'Alton, Mayer, Wagner, Stannius, Meursinge, Pfeiffer, Nitzsch, Giebel, Klemm, Owen (Comp. Anat.), Milne-Edwards, Coues, Cunningham, Selenka, de Man, Watson, Filhol, Shufeldt, Smith.
Oberflächlicher Ein- und Rückwärtszieher (ganzer oder unterer Teil des Kappenmuskels): Meckel.
Unterer Teil des Kappenmuskels, P. inferior m. cucullaris (trapezii): Owen (Todd), Gurlt, Rüdinger, Alix, Gervais et Alix.
Rhomboideus (Rh. anterior s. cervicalis): Sundevall.
Rhomboideus: Perrin (?), Fürbringer (1879), Beddard (1890).
Cucullaris superficialis: Beddard (vor 1890).
Rhomboideus superior: Weldon (?).
Rhomboideus superficialis s. Spini-scapularis: Gadow.
Rhomboides superficialis: Fürbringer (1888), Beddard (1891), Buri.
Rhomboideus externus: Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard.

Der M. rhomboides superficialis repräsentiert einen meist ziemlich breiten bis recht breiten, aber mäßig dicken Muskel, der von der Dorsalkante des hinteren Hals- und Rückenbereiches beginnt und in transversaler bis ascendenter Richtung sich bis zum Dorsalrande der Scapula und dem dorsalen Teile der Clavicula erstreckt.

Sein vorderer Rand grenzt an den M. cucullaris oder wird von dessen hinterem Saume gedeckt; mitunter (z. B. bei Struthio, Rhea, Colymbus, Ciconia nigra [ind.]) sind beide Muskeln hier miteinander verwachsen; eine Verbindung der insertiven Abschnitte beider ist häufiger und in der mannigfachsten Ausbildung zu beobachten. Hinten (caudal) endigt der M. rhomboides superficialis in sehr wechselnder Weise; bei ansehnlicher Entfaltung kann er sich bis zur Beinmuskulatur erstrecken. Fernerhin wird er, je nach seiner Ausdehnung, von den Ursprungsteilen des M. latissimus dorsi anterior oder der Mm. lat. d. anterior und posterior

Digitized by Google

gedeckt; nur bei sehr proximaler (rostraler) Lage (z. B. bei Struthio, Rhea, Plotus) beschränkt sich die bedeckte Stelle lediglich auf sein hinteres Ende. Nicht selten, namentlich bei gleichzeitigem aponeurotischen Ursprunge der Mm. rhomboides und latissimus dorsi, können beide Muskeln nahe dem Ursprunge verwachsen sein. Andererseits deckt der M. rhomboides superficialis den vorderen Teil des M. rhomboides profundus in wechselnder Ausdehnung und kann ebenfalls im Ursprungsbereiche mit ihm verwachsen. Nur bei Rhea und Struthio, wo der schmale M. rhomboides superficialis sehr weit vorn liegt, sind beide Muskeln außer Berührung; auch bei Fregata, Atrichia, mehreren Passeres und den meisten Macrochires decken sie sich nur ganz partiell im dorsalen Bereiche.

Der Ursprung des Muskels beginnt bei Struthio, Rhea und den Carinaten in zusammenhängender Weise von einer sehr wechselnden Anzahl von Proc. spinosi der hinteren Cervical- und der vorderen Dorsalwirbel, sowie von den dieselben verbindenden Ligg. interspinalia; er kann sich aber auch über die ganze Ausdehnung des Rückens und selbst bis zur präsacralen und Becken-Region erstrecken. Dem entsprechend ist auch seine Breite eine sehr verschiedenartige. Ein schmaler Ursprung wurde gefunden in der Breite von 1 Wirbel bei Struthio (ind.), von 2—3 Wirbeln bei Struthio, Fregata, Dendrotypes, Campephilus, Cypselus, von 3—4 Wirbeln bei Rhea, Plotus, Psophia, Cuculus, Phoenicophaes, vielen Pici und Passeres, den meisten Macrochires, Colius, Upupa, ein recht breiter von 8—9 Wirbeln bei Anser, Podiceps, Pandion, Phalacrocorax, den Alcidae, Larus, Otis, Goura, mehreren Psittaci; bei der überwiegenden Mehrzahl der Vögel liegen die Breite-Verhältnisse in der Mitte. Für manche Familien sind wenig abweichende Breiten bei den einzelnen Gattungen zu konstatieren (z. B. bei den Psittaci), für andere existieren dagegen viel beträchtlichere Discrepanzen (z. B. bei den Steganopodes, Limicolae, Columbae, Bucerotidae etc.). Individuelle und antimere Variierungen von ein und noch mehr Wirbeln sind keine Seltenheit (z. B. bei Struthio, Bernicla, Anser, Vanellus, Numida etc. etc.). — Hinsichtlich der Verteilung des Ursprunges auf den cervicalen und dorsalen Bereich ist ein noch größerer Wechsel zu beobachten. Selten kommt der Muskel allein vom Halse (Struthio, Rhea, Plotus, Fregata); nicht selten dominiert der cervicale Ursprung beträchtlich, indem er 2—14 mal ausgedehnter sein kann als der dorsale (z. B. bei den Ardeidae, den übrigen Steganopodes, den Impennes, Rallus,

Digitized by Google

Crypturus, Opisthocomus, Ptilinopus, Corythaix, den Alcedinidae, Bucorvus); oder der Rückenteil übertrifft den Halsteil an Ausdehnung (2—15 mal größer bei Cereopsis, den meisten Accipitres, Uria, den Laridae, vielen Charadriidae, einigen Fulicariae, Pterocles, Gecinus, einigen Passeres, Merops, den Striges). Ein Fehlen des cervicalen Ursprunges wurde nirgends beobachtet. Den meisten Vögeln kommt eine annähernd gleiche Ausdehnung beider Gebiete zu. Bei mehreren Gattungen kann der Ursprung noch weiter nach hinten übergreifen, bald auf den ersten Präsacralwirbel (z. B. bei Larus, Columba, Coenurus, Otus, Syrnium, Athene), bald auf den proximalen Rand des präacetabularen Os ilei (z. B. bei Ciconia alba und einigen Psittaci), bald auf beide zugleich (z. B. bei einigen Accipitres, Goura und verschiedenen Psittaci); einmal wurde auch ein Ursprung von der letzten Dorsalrippe beobachtet (bei Cacatua). Alle diese Variierungen sind zum kleineren Teile durch metamerische Umbildungen des Skeletsystemes, zum größeren durch aktive Vermehrung und Verminderung der Muskelfasern zu erklären. Die Vermehrungen wiegen meist vor und damit breitet sich der Muskel mehr aus; mit Ausbreitungen am hinteren Ende können sich aber auch Reduktionen am vorderen kombinieren und damit wandert der Muskel nach hinten. Von dem successiven Gange dieser Ausbreitungen und Wanderungen giebt auch der Umstand Zeugnis, daß sich der Muskel nicht an die Wirbelgrenzen bindet, sondern in höchst wechselnder Weise über größere oder geringere Bruchteile derselben erstrecken kann. — Bei breit und gut entwickelten Proc. spinosi entspringt des Muskel stets von diesen und den sie verbindenden Ligamenten; da jedoch, wo eine Rückbildung dieser Fortsätze eingetreten ist, d. h. da, wo die dorsalen oder cervico-dorsalen Wirbel successive in cervicale Wirbel übergeführt worden sind (s. den osteologischen Abschnitt der Morphologie und Systematik der Vögel 1888, p. 107 f.), also im Anfangsbereiche des M. rhomboides superficialis, hat der Muskel mitunter seine Ursprungsstellen am Skelete verloren und beginnt ähnlich wie der M. cucullaris von einer Linea alba an der dorsalen Halskante, die ihn zugleich mit dem Muskel der Gegenseite verbindet (z. B. bei Struthio, Rhea, Cygnus, Fuligula, Herodias, Phalacrocorax, Sula, Larus, Otis, Porphyrio, Crypturus, Alcedinidae etc.); aus den Ausführungen im osteologischen Abschnitte der Morphologie und Systematik der Vögel geht hervor, daß hierbei namentlich die langhalsigen Vögel bevorzugt sein werden. — Bei den Casuariidae und Apteryges beginnt der Muskel nicht von

Digitized by Google

den Proc. spinosi, sondern von den 2 letzten cervicalen und der ersten dorsalen Rippe, sowie der dieselben deckenden und zwischen ihnen liegenden Rückenfascie; seine in diese Fascie eingegangenen aponeurotischen Ursprungsfasern zeigen jedoch noch die Richtung nach den Wirbeldornen und lassen sich auch künstlich bis dahin verfolgen. Wie leicht ersichtlich, handelt es sich hierbei um eine reduktive Verkürzung des Muskels und ein Zurückrücken seines Ursprunges.

Die Insertion des M. rhomboides superficialis findet bei den Carinaten ebenfalls im größten Wechsel an dem Dorsalrande der Scapula und dem dorsalen Bereiche der Clavicula statt; mitunter kann auch der Muskel an dem beide verbindenden Lig. acromio-claviculare (z. B. bei den Steganopodes) oder Lig. scapulo-claviculare dorsale (z. B. bei Colymbus, einzelnen Anseres) sich anheften. Die Insertion an der Scapula fehlt niemals, bei mehreren Vögeln (z. B. bei einzelnen Anseres, Colymbus, Psophia, Hemipodius, den meisten Galli und Columbae, sehr vielen Psittaci, gewissen Cuculidae, Galbula, Megalaema, Atrichia, Hylactes, Harpactes, Podargus etc.) kann sie die einzige sein, aber auch da, wo eine Insertion an der Clavicula stattfindet, behauptet die an der Scapula meist den hervorragenden Anteil. Bei der Mehrzahl der Vögel beteiligen sich der vordere Abschnitt der Scapula und das dorsale Ende der Clavicula und bilden somit gewissermaßen den Ausgangspunkt für die Ausbreitung der Anheftung, die in äußerster Mannigfaltigkeit nach vorn (auf den acrocoracoidalen und subcoracoidalen Abschnitt der Clavicula) und nach hinten (auf den caudalen Bereich der Scapula) weitergreifen kann. Eine geringe (sich auf das letzte Ende der dorsalen Clavicula beschränkende) claviculare Insertion wurde bei Anas, Tadorna, den meisten Accipitres, Chionis, mehreren Fulicariae, Crypturus, einigen Galli, Opisthocomus, einigen Psittaci, Corythaix, einzelnen Passeres, Phaëthornis, Colius, Eurystomus gefunden, eine ausgebreitetere (sich bis über den dorsalen Bereich der subcoracoidalen Clavicula erstreckende) Anheftung kam bei Cygnus, den Colymbidae, Phoenicopterus, Ciconia, den Ardeidae, den meisten Steganopodes, Fulmarus, Geranus, Gecinus, den Alcedinidae, Upupa, Bucorvus, Todus, Steatornis etc. zur Beobachtung; die anderen Vögel behaupten eine mittlere Ausdehnung. An der Scapula beschränkt sich der Ursprung auf das vordere (rostrale) $^1/_5$ bei Fregata, auf das vordere $^1/_3$—$^2/_5$ bei Plotus, einzelnen Impennes (Watson), Nectarinia, Dendrochelidon, Cypselus etc., auf

Digitized by Google

auf die vorderen $^3/_7$—$^1/_2$ bei Sula, Puffinus, Eudyptes (nach Gervais et Alix), Hirundo, Collocalia, Dacelo, Upupa etc.; auf der anderen Seite dehnt er sich aus über die vorderen $^5/_6$—$^7/_8$ bei Tinnunculus, Ocydromus, einigen Galli und vielen Psittaci, über die vorderen $^8/_9$—$^{11}/_{12}$ bei den meisten Accipitres, Otis, Pterocles, mehreren Psittaci, den meisten Striges, fast über die ganze Scapula (exkl. das caudale $^1/_{14}$—$^1/_{20}$) bei Nisus, Goura und Otus; weitaus bei den meisten Vögeln sind die vorderen $^2/_3$—$^4/_5$ eingenommen. Nicht selten, namentlich wenn die supracoracoidale Clavicula ziemlich weit in den Bereich der Scapula einragt, fehlt die Insertion am Acromion. Bei einigen Vögeln endet die scapulare Insertion mit dem Anfange der sog. Basis scapulae, bei der Mehrzahl wird dagegen diese Grenze völlig ignoriert. Aus den Angaben der speciellen Beschreibung (s. Morph. u. Syst. d. Vögel, 1888, p. 334 f.) ist zu ersehen, daß innerhalb der Familien, selbst bei den enggeschlossensten (z. B. den Psittaci) der mannigfachste Wechsel zur Beobachtung kommt; ebensowenig selten sind individuelle und antimere Variierungen. Die primitiveren Gattungen kennzeichnet nicht selten eine beschränktere Insertion; dasselbe gilt auch oft für die kleineren Tiere innerhalb der Familien.

Bei der Sammelgruppe der Ratiten zeigt Dromaeus ähnliche Verhältnisse, wie die Carinaten, indem hier der Muskel an Scapula und Clavicula inseriert; bei Casuarius beschränkt sich die Insertion auf die vordere Hälfte, bei Struthio auf das zweite $^1/_7$ der Scapula. Bei Rhea geht der Muskel an Scapula, Proc. procoracoides und Membrana procoracoidea, bei Apteryx an Scapula und Coracoid. Diese Variierungen sind in der Hauptsache durch den verschiedenartigen Grad der Reduktion des Brustgürtels und durch eine Transposition der Muskelelemente von der früher vorhandenen Clavicula auf das Procoracoid und Coracoid zu erklären. Auch hier sind die weitgehenden Differenzen der einzelnen Ratiten-Abteilungen charakteristisch.

Die Richtung der Fasern des M. rhomboides superficialis ist im Ganzen eine transversale bis ascendente; meist wiegt vorn der transversal-ascendente, hinten der ascendente resp. ascendent-longitudinale Verlauf vor. Doch können auch in gewissen Fällen die Fasern vorn descendent, hinten transversal verlaufen (z. B. bei Fregata, den Herodii) oder durchgehends transversal (z. B. bei mehreren Steganopodes, Opisthocomus); bei vielen Vögeln haben alle Fasern eine ascendente Richtung. Die Tendenz zum transversal-descendenten Verlaufe findet sich selbstverständlich bei

Digitized by Google

weit vorn liegendem Ursprunge oder bei weit hinten befindlicher Insertion, also bei weit distal gerücktem Brustgürtel oder an demselben weit nach hinten greifender Insertion; umgekehrt kommt bei weit hinten entspringenden und weit vorn inserierenden Fasern eine mehr oder minder hochgradige Ascendenz der Faserrichtung zur Beobachtung.

Die Länge der Fasern ist meist eine mäßige; im vorderen Teile, wo der Muskel an der Clavicula inserirt, kann sie zum Teil ganz ansehnlich werden (insbesondere bei den Anseriformes, den meisten Ciconiiformes und Gruiformes). Selten beginnt der M. rhomboides superficialis gleich mit fleischigem Ursprunge (z. B. bei mehreren Fulicariae, Columbae, einzelnen Coracornithes); meist entspringt er bald vorn oder in der Mitte oder hinten oder auch in seiner ganzen Ausdehnung aponeurotisch; in gewissen Fällen kann der Muskel resp. ein Teil desselben vom Ursprunge ab fast zur Hälfte (z. B. bei Cygnus, Pelecanus, Geranus, Himantopus) und selbst zu $^2/_3$ (bei Struthio) durch Sehnengewebe vertreten sein. Der Insertionsteil ist immer muskulös.

Die Stärke des Muskels ist meist eine mäßige. Recht dünn fand er sich z. B. bei Struthio, Chauna, Phoenicopterus, Ciconia, Apteryx, relativ kräftig z. B. bei Sula, Carbo, Pterocles, den Columbae und den meisten Coracornithes. Meist nimmt er nach hinten zu an Stärke ab; mitunter ist er vorn und hinten am schwächsten, nur selten überwiegt der hintere Teil an Dicke. Auch darin spricht sich aus, daß die Verbreiterung des Muskels von seiner Mitte aus nach vorn, namentlich aber nach hinten zu stattgefunden hat.

Hier und da kann der M. rhomboides superficialis auch einen Zerfall zeigen. Derselbe ist nur leise angedeutet (bei Otus und Syrnium) oder beschränkt sich auf den Ursprungsteil des weiterhin gleichmäßigen Muskels (bei Tinnunculus [ind.] und Buteo mit größerem vorderen und kleinerem hinteren, bei Psittacus [ind.] mit kleinerem vorderen und größerem hinteren Abschnitte). Weiterhin kann aber auch der ganze Muskel in eine kleinere vordere Pars clavicularis und eine größere hintere Pars scapularis zerfallen sein (bei einzelnen Anseres, Colymbidae, Phoenicopterus, Ciconia, Puffinus, Megarhynchus [ind.]). In einzelnen Fällen kann auch vom vorderen (bei Chauna) oder vom hinteren Ende des Muskels (bei Plotus) ein kleines Bündelchen abgelöst sein.

Bei einzelnen Galli deckt ein bandartig verstärkter Zug der Fascie den hinteren Teil des Muskels.

Digitized by Google

Innerviert durch den N. rhomboides superficialis (cfr. p. 332), der von der Innenfläche aus in den Muskel eindringt.

Der M. rhomboides superficialis der Vögel ist von den meisten älteren Autoren als Cucullaris oder Trapezius gedeutet worden. Diese Homologisierung wird durch die über einen großen basalen Teil der Scapula erstreckte Insertion unwahrscheilich gemacht, durch die Art der Innervation und die tiefe Lage, insbesondere mit Beziehung zu dem M. latissimus dorsi, der ihn deckt, ausgeschlossen. Auch existiert bereits in dem vorher beschriebenen, meist zu der Hautmuskulatur gerechneten, Muskel der wahre Repräsentant des M. cucullaris (p. 361 f.). Sundevall, dessen kleines aber wichtiges Schriftchen von den meisten Autoren hinsichtlich seiner morphologischen Bedeutung völlig ignoriert zu sein scheint, gebührt das Verdienst, zuerst bei allen Vögeln die wahre Bedeutung des Muskels erkannt zu haben. Nach der Erkenntnis dieser Homologie verliert natürlich die bei einigen Vögeln beobachtete Spaltung in einen clavicularen und scapularen Teil die Bedeutung speciellere Homologien mit den gleichnamigen Abschnitten des M. cucullaris. — Ein specieller Vergleich mit dem M. rhomboides minor der menschlichen Anatomie ist nicht durchzuführen; die Mm. rhomboides minor und major der Säugetiere sind sekundäre Bildungen innerhalb dieser Klasse und können nicht direkt mit den entfernten der Vögel homologisiert werden. Das einzige und ganz allgemeine Punctum comparationis liegt darin, daß bei beiden Abteilungen die Mm. rhomboides hohe Differenzierungen der Serratus-Gruppe repräsentieren.

Die Phylogenie des Muskels ist noch nicht vollständig klargelegt, indem unter den bisher untersuchten Reptilien nur bei Krokodiliern ein kleiner M. rhomboides beobachtet worden ist. Doch steht einer Homologisierung mit dieser Bildung nichts im Wege; insbesondere ergeben die Verhältnisse bei gewissen Ratiten und Krokodiliern mannigfache Uebereinstimmungen, sowie in ihrem bei den Krokodiliern abortiven (wenig ausgebildeten), bei den Ratiten teils abortiven, teils reduktiven Verhalten Anknüpfungen an die Mm. serrati. Natürlich handelt es sich hier nur um parallele Entwickelungsgänge. Die höhere Entfaltung bei den Vögeln, insbesondere bei den Carinaten, ist eine Folge von Ausbreitungen und Wanderungen, wie sie in zahlreichen Phasen innerhalb der Familien nachgewiesen werden konnten. Die Vögel nehmen damit eine Höhe der Entwickelung ein, wie sie, soweit bekannt, von keinem Reptil nur annähernd erreicht worden ist.

Digitized by Google

3. Rhomboides profundus (*rh. prf*).

A. Ratitae:

Rautenmuskel, Rhomboideus: Meckel (Struthio), Schöpss, Haughton, Rüdinger.
Rhomboideus inferior: Meckel (Casuar).
Vielleicht Rhomboideus major: Macalister (Struthio).
Rhomboides profundus: Fürbringer.

B. Carinatae:

M. secundus scapulae: Aldrovandi.
Rhomboïde, Rautenmuskel, Rhomboideus, Rhomboidalis: Vicq d'Azyr, Cuvier, Wiedemann (vord. u. hint. Rm.), Meckel, L'Herminier, Schöpss, Reid, d'Alton, Wagner, Stannius, Gurlt, Nitzsch, Giebel, Klemm, Owen (Comp. Anat.), Rüdinger, Coues, Selenka, de Man, Alix, Gervais et Alix, Perrin, Fürbringer (1879), Watson, Filhol, Shufeldt, Beddard (1890), Smith.
Anzieher des Schulterblattes: Merrem.
Kleiner Rautenmuskel (Rhomb. minor) und großer Rm. (Rh. major): Tiedemann, Meursinge, Rüdinger (Columba).
Rhomboideus superior et inferior: Mayer (Cygnus).
Rhomboideus (Rh. posterior?) Sundevall.
Rhomboideus inferior: Weldon.
Cucullaris profundus: Beddard (vor 1890).
Rhomboides profundus: Fürbringer (1888), Gadow, Beddard (1891, 1898), Buri.
Rhomboides internus: Beddard and Mitchell (1894), Mitchell (1895).

Der M. rhomboides profundus bildet ähnlich wie der M. rhomboides superficialis einen mittelbreiten bis breiten Muskel, ist jedoch meist etwas schmäler, aber kräftiger als dieser. Er beginnt von der dorsalen Kante der Rückenwirbel (Proc. spinosi und Ligg. interspinalia), wobei er meist auf das Ende des Halses und nicht selten auf die Präsakral- und Becken-Region übergreift, und geht mit in der Hauptsache descendenten Fasern an den Dorsalrand der Scapula mit Ausnahme ihres vorderen Teiles.

Er wird in der Regel von dem M. rhomboides superficialis, mit dem er auch am Ursprunge häufig verwachsen ist, in größerer Ausdehnung gedeckt; nur da, wo beide Muskeln ziemlich schmal sind und der M. rhomboides superficialis sich auf den vorderen, der M. rhomboides profundus sich auf den hinteren Bereich des Rückens und der Scapula beschränkt, ist die Bedeckung eine geringfügige und kann selbst fehlen (s. sub. M. rhomboides superficialis p. 374). In diesen Fällen liegt er meist direkt unter dem

Digitized by Google

M. latissimus dorsi. Andererseits deckt er die spinale Rückenmuskulatur. Mit seinem ventro-proximalen Rande grenzt er, namentlich im insertiven Teile, meist direkt an den M. serratus profundus, mit dem er auch nicht selten (besonders bei Eurypyga, den Fulicariae, Pici und Passeres, Upupa etc.) gegen die Insertion hin recht innig zusammenhängen kann. Bei Casuarius und Apteryx ist er überhaupt als gesonderter Muskel nicht nachweisbar, sondern in dem M. serratus profundus enthalten [1]). Bei gewissen Pici kann er auch zu dem M. serratus superficialis posterior in nähere Beziehung treten. Ist er zu größerer Breite entwickelt, so wird sein hinteres Ende oft von der Beinmuskulatur gedeckt.

Der Ursprung des Muskels zeigt gleich dem des M. rhomboides superficialis eine sehr wechselnde Breite, indem er von 2—7 Wirbeln stattfinden kann; er erreicht somit die Breite des ersteren (in Maximo von 9 Wirbeln entspringenden) Muskels nicht vollkommen. Ein schmaler Ursprung in der Breite von 2—3 Wirbeln wurde bei Struthio, Rhea und Phaethornis, ein solcher von 3—4 Wirbeln bei Podiceps minor, Phoenicopterus, Botaurus, Eurypyga, Corythaix, Phoenicophaes, Cypselus und Merops, ein breiter von 6—7 Wirbeln dagegen bei Fuligula, Anas, Plotus, Sula, Spheniscus, den Alcidae, Otis, Crypturus, Columba, Harpactes, Scotornis, Pici, Pseudocines, mehreren Passeres und den Todi beobachtet; die meisten Vögel zeigen eine Ursprungsbreite von 4—6 Wirbeln. Auch hier findet sich ein großer Wechsel innerhalb der Familien; ziemlich geschlossene Zahlen ergeben die Accipitres, große Differenzen die Steganopodes, Limicolae, Galli, Columbae und Passeres. Bei den Anseres verbindet sich im allgemeinen mit der Zunahme der Körpergröße eine Abnahme der Muskelbreite. Direkte und gerade Verhältnisse zur Länge des Rumpfes oder der Scapula konnten nicht nachgewiesen werden. — In der Verteilung des Ursprunges auf Hals- und Rückenbereich überwiegt in der Regel der letztere. Bei mehreren Vögeln (z. B. bei Rhea, Anous, vielen Charadriidae, vielen Passeres, Phaethornis, Steatornis) beginnt der Muskel allein von den Dorsalwirbeln; bei anderen (z. B. bei Struthio, Botaurus, Spheniscus, Ocydromus, Crypturus, mehreren Galli, Goura und den Todi) verteilt sich der

1) Dieses Verhalten wurde neuerdings von Beddard (1898, 1899) für Apteryx bestätigt und auch in systematischer Rücksicht hervorgehoben.

Digitized by Google

Ursprung desselben zu annähernd gleichen Teilen auf die cervicale und dorsale Region; bei noch anderen (z. B. bei Struthio, Plotus, Pelecanus, Sula, Rallus, mehreren Galli, Opisthocomus, Goura, Corythaix, Phoenicophaes, Eurystomus) überwiegt der Halsteil des Muskels ($1^1/_4$—2 mal); und zwar wird in den meisten Fällen dieses zu Gunsten des Halses stattfindende Verhältnis hauptsächlich durch eine metamerische Umbildung des Skeletsystems (Ueberführung dorsaler in cervicale Wirbel) bedingt. Ein Ursprung vom Halse allein wurde nirgends gefunden. Nicht selten greift der Ursprung auch auf den ersten Präsakralwirbel (bei Columba, Galbula, einzelnen Passeres, Dendrochelidon, Harpactes, Upupa und den Caprimulgidae) oder auf den Vorderrand des Os ilei (bei den meisten Pici, Atrichia, mehreren Passeres, Podargus) oder auf beide über (bei Columba, einzelnen Pici und Passeres). Alle diese Bildungen sind sekundäre Differenzierungen des sich nach hinten ausbreitenden Muskels. Mitunter kommt auch ein Ursprung einzelner tiefer Bündel von der Fascie der spinalen Rückenmuskeln zur Beobachtung. Bei Casuarius und Apteryx entspringen die dem M. rhomboides profundus entsprechenden Elemente gemeinsam mit dem M. serratus profundus von den Rippen.

Die Insertion des Muskels geschieht an dem Dorsalrande der Scapula und häufig zugleich an dem Dorsalsaume ihrer Innenfläche, direkt neben dem M. serratus profundus; mitunter, bei kräftiger Ausbildung, können einige Fasern auch auf den Dorsalsaum der Außenfläche des hinteren Teiles der Scapula übergreifen (so namentlich bei Colius und mehreren Pici). Während der Schwerpunkt der Insertion bei dem M. rhomboides superficialis an dem Anfange der Scapula und an dem Ende der Clavicula lag, findet er sich hier in der Regel im hinteren Bereiche der Scapula; erst mit Zunahme der Muskelbreite erstreckt sich die Insertion auch über den vorderen Abschnitt der Scapula, ohne aber den Anfang derselben oder die Clavicula zu erreichen. Die kürzeste Insertion bei den Carinaten wurde bei Atrichia (caudale $^2/_9$ der Scapula), die demnächst kurze (caudales $^1/_4$—$^1/_3$) bei vielen Passeres, Collocalia und Phaethornis gefunden; ziemlich kurz (caudale $^2/_5$—$^4/_7$) ist sie auch bei Didunculus, Sittace, Corythaix, Phoenicophaes, vielen Pici und Passeres, Cypselus, Colius. Durch eine lange Insertion (caudale $^4/_5$—$^5/_6$ der Scapula) sind z. B. die Impennes, Colymbus, Geranus gekennzeichnet. Bei den meisten Vögeln nimmt sie die caudalen $^3/_5$ und namentlich $^2/_3$ der Scapula ein. Meist reicht die Insertion bis zum hinteren Ende der

Scapula; bei Chauna blieb dasselbe frei. Auch hier herrscht innerhalb der Familien viel Wechsel; mehr geschlossene Zahlen finden sich z. B. bei den Anseres und Fulicariae, mehr offene z. B. bei den Impennes und Pici. Bei Rhea beschränkt sich die Insertion auf die distalen $^2/_5$ der Scapula, wobei sie zugleich noch etwas über das Ende derselben hinausragt und zu dem M. serratus superficialis (profundus) posterior in Verbindung tritt. Bei Struthio findet sie bloß in $^1/_8 - ^1/_5$ der scapularen Länge statt, wobei in einer individuell ganz wechselnden Weise bald mehr das hintere Ende, bald mehr der mittlere Teil der Scapula eingenommen werden kann.

Der Faserverlauf ist in der Regel ein descendenter, und zwar wiegt, da meist der Ursprung etwas breiter als die Insertion ist, die Fasern also konvergieren, vorn die longitudinal-descendente, hinten die transversal-descendente Richtung vor; bei sehr weit nach hinten erstrecktem Ursprunge oder nicht weit nach hinten ragender Scapula kann der hintere Teil des Muskels transversal bis transversal-ascendent (z. B. bei Harpactes, Upupa, Podargus) und selbst rein ascendent (bei den meisten Pici und Atrichia) verlaufen. Mitunter kennzeichnet den Muskel eine allenthalben transversale (z. B. bei den Alcedinidae) oder durchweg longitudinal-descendente (bei Carbo, einigen Passeres) oder vorn transversal-descendente und hinten descendente Faserrichtung (z. B. bei Chionis).

Die Faserlänge ist meist etwas geringer als die des M. rhomb. superficialis, kann aber auch recht ansehnlich sein (z. B. bei einigen Coracornithes). — Wie bei dem M. rhomb. superf. überwiegt auch hier bei der Mehrzahl der Vögel der aponeurotische Ursprung. Rein oder vorwiegend muskulös entspringt der Muskel bei Plotus, Psophia, den meisten Fulicariae, Crypturus, den meisten Galli, Opisthocomus, vielen Columbae, Phoenicophaes, Colius, den Alcedinidae, Upupa, Buceros, einzelnen Striges; hierbei kann bald der Anfang (insbesondere bei Galli, Scotornis, Upupa) oder bald das Ende des Muskels (z. B. bei den Pico-Passeres und Buceros) aponeurotisch entspringen, während die übrigen Abschnitte fleischig beginnen. Der Mehrzahl der Vögel kommt ein ziemlich kurzer aponeurotischer Ursprung zu, der in der Regel, aber nicht ohne Ausnahmen, kürzer ist als der des M. rhomboides superficialis. Bei Struthio, Rhea, Cygnus, Phoenicopterus, den meisten Steganopodes, Spheniscus und den Alcidae und Laridae erreicht der aponeurotische Ursprung $^1/_3 - ^5/_6$ der Gesamtlänge zwischen

Origo und Insertio; namentlich das hinterste selbständige Bündel von Cygnus hat nur an dem Insertionsteile einige muskulöse Elemente.

Die Stärke des Muskels ist eine mittlere, übertrifft aber meist die des M. rhomboides superficialis um ein Geringes; mitunter kann der M. rhomboides profundus erheblich stärker sein, als dieser (z. B. bei Chionis, den Fulicariae, den meisten Galli, Opisthocomus und den Columbiformes), selten ist er dünner (Caprimulgus). Durch einen schwachen M. rhomboides profundus sind unter anderen Struthio, Rhea, die Podicipediformes, Phoenicopterus, Sula, durch einen kräftigen Plotus, Chunga, die Fulicariae, Galli, Pterocles, die Columbae, Galbula, die Pico-Passeres, Colius Harpactes, die Alcedinidae, Upupa, die Todi und meisten Coraciiformes gekennzeichnet. Meist ist die Dicke ziemlich gleichmäßig verteilt; mitunter kann sie hinten (namentlich bei Podargus) oder vorn (z. B. bei den Psittaci) mehr überwiegen.

Wie der M. rhomboides superficialis zeigt auch der M. rhomb. profundus hier und da einen Zerfall. Bei vielen Anseres (insbesondere den Anatinae und Cygninae) hat sich der vom hintersten Wirbel kommende Teil von der Hauptmasse des Muskels deutlicher abgesondert; bei Collocalia beschränkt sich eine ähnliche Sonderung auf den Ursprungsteil. Bei Podargus entspringt ein gesondertes Fascikel, das sich aber vor der Insertion mit dem übrigen Muskel vereinigt, von dem Os ilei. Bei Buceros convexus war der Muskel in zwei vollkommen getrennte Partien zerfallen; bei Bucorvus fehlte diese Scheidung.

Höhere Bedeutung, namentlich in systematischer Hinsicht, gewinnt die Differenzierung des Muskels bei den Pici. Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei Indicator, Rhamphastus und mehreren Picidae, wo der Muskel noch einheitlich und in der Hauptsache parallelfaserig ist. Bei Meiglyptes beginnt eine partielle Kreuzung der vorderen und hinteren Fasern, die weiterhin (bei Dendrotypes und Campephilus) zur Ausbildung einer vorderen oberflächlichen (Portio antico-sublimis) und einer hinteren tiefen Abteilung (Portio postico-profunda) führt. Bei den Capitonidae haben sich diese beiden Abteilungen zu selbständigen Muskeln (Mm. rhomboides profundi antico-sublimis und postico-profundus) ausgebildet, von denen der vordere bei Megalaema noch einen weiteren Zerfall in eine vordere und hintere Partie darbieten kann; in dieser höchsten Stufe der Differenzierung wird der M. rhomboides profundus somit durch 2—3 Muskeln vertreten.

Bei Rhea deckt eine Sehnenbrücke den M. rhomboides profundus.

Innerviert durch den N. rhomboides profundus der meist in die Innenfläche des Muskels eindringt.

Der vorliegende Muskel ist von sämtlichen Autoren als M. rhomboides, von den meisten sogar als alleiniger M. rhomboides der Vögel gedeutet worden. Ich fasse ihn, wie sein Name sagt, als tieferen Rhomboides auf, und zwar als einen M. rhomboides, der dem M. rhomboides superficialis selbständig gegenübersteht und sich erst bei den Vögeln aus dem M. serratus profundus, durch Uebergreifen des dorsalen Teiles dieses Muskels auf die dorsale Fascie und schließlich auf die Proc. spinosi der Wirbel, herausgebildet hat. Die Befunde bei den Ratiten, sowie die bei einzelnen Carinaten noch bewahrten nahen Beziehungen dieser beiden Muskeln sind dafür beweisend und zugleich für die Lehre von der Wanderung der Muskelursprünge von Bedeutung.

Der Muskel, der auf Grund seiner Phylogenese auch Serrato-rhomboides genannt werden kann, stellt somit eine specifische Bildung der Vögel dar, die, soweit bekannt, noch bei keinem Reptil sich findet und phylogenetisch jünger ist als der M. rhomboides superficialis. Darum ist auch hier noch weniger als dort an einen speciellen Vergleich mit einem bestimmten Rhomboides des Menschen zu denken. Will man Homologe, die natürlich nur ganz und gar allgemeine sein können, suchen, so wird man dieselben eher in Teilen der Serrati der Säugetiere finden als in dem in besonderer Weise ausgebildeten Säuger-Rhomboides. — Die Bezeichnung Rhomboides inferior (Weldon) drückt eine Lagebeziehung gut aus, scheint mir aber nicht den Vorzug zu verdienen vor dem Namen Rhomboides profundus, der die gesamte Lage und Abstammung genauer präcisiert. Die neuerdings von Beddard und Mitchell gebrauchte Bezeichnung als Rhomboides internus (gegenüber dem Rhomboides externus genannten Rh. superficialis) bedeutet keine Verbesserung der bezüglichen Nomenklatur, denn der Begriff „internus" setzt nach der anatomischen Nomenklatur Beziehungen zu den inneren Körperhöhlen voraus.

4. Serratus superficialis (*s. spf*).

Großer vorderer Sägemuskel, Grand dentelé, Serratus magnus anticus, Serratus magnus: Meckel, L'Herminier, Mayer (Casuarius), Owen (Apteryx), Haughton.

Digitized by Google

Serratus anticus major und minor: d'Alton.
Serratus: Macalister (Struthio).
Serratus superficialis: Fürbringer, Beddard (1898).

Der M. serratus superficialis findet sich nur bei den Struthiones und Casuarii in primitiver Weise als ein einheitlicher Muskel, der von den Vertebrocostalien der letzten Cervical- und der ersten Dorsalrippe (Struthio) oder der letzten Cervical- und der beiden 1. Dorsalrippen (Struthio) oder der beiden Dorsalrippen allein (Casuarius) entspringt und in wechselnder Ausdehnung an dem ventralen Rande der postglenoidalen Scapula inseriert.

Bei der großen Sammelgruppe der Carinaten kommt eine höhere Differenzierung und Sonderung des Muskels zum Ausdrucke, die sich in der Ausbildung von 3 gut geschiedenen und in der Regel den Rang selbständiger Muskeln erreichenden Abteilungen:

A. Pars anterior (M. serratus superficialis anterior)
B. Pars posterior (M. serratus superficialis posterior)
C. Pars metapatagialis (M. serratus superficialis metapatagialis),

dokumentiert. Rhea mit getrennter P. anterior und posterior, aber fehlender P. metapatagialis, und Apteryx mit noch ungesonderter P. anterior und posterior, aber ausgebildeter P. metapatagialis, nehmen eine Mittelstellung ein.

Die Ausbildung der P. anterior (*s.a*, *s.spf.a*) und P. posterior (*s.p*, *s.spf.p*) mag daraus zu erklären sein, daß in den meisten Fällen die gleichmäßige Verbreiterung des M. serratus superficialis mit der (hauptsächlich durch das mächtige Wachstum der zum Oberarm gehenden Schultermuskulatur bedingten) Verlängerung der Scapula nicht gleichen Schritt zu halten vermochte und dementsprechend eine Sonderung des Muskels in eine vordere und hintere gut entwickelte und eine mittlere mehr und mehr verkümmernde und schließlich ganz zum Schwund kommende Abteilung sich vollzog. Auch Rhea zeigt eine ähnliche Differenzierung.

Bei besonders kräftiger Entfaltung des Muskels hat sich bei gewissen Carinaten (insbesondere bei Ardeidae, Striges, Corythaix, Rhamphastus, Bucorvus, Steatornis etc.) wieder eine sekundäre Verbindung beider Muskeln ausgebildet.

Die P. metapatagialis (*s.mpt*, *s.spf.mpt*) repräsentiert eine namentlich von der hinteren Abteilung des M. serratus superficialis ausgehende oberflächliche Aberration an die Haut, die zu der Ausbildung der Flugfähigkeit und des Metapatagiums im Kausalnexus steht. Bei vielen, insbesondere flugunfähigen oder

sehr kleinen Carinaten ist sie wieder in Rückbildung getreten; unter den Ratiten findet sie sich nur noch bei Apteryx, die damit ihre Ableitbarkeit von carinaten Bildungen direkt und mit großer Wahrscheinlichkeit zu erkennen giebt.

Der M. serratus superficialis entspricht ganz im allgemeinen dem M. serratus magnus der menschlichen Anatomie.

a) Pars anterior m. serrati superficialis (M. serratus superficialis anterior) (*s. a, s. spf. a*).

M. quartus scapulae: Aldrovandi.
M. nonus: Steno.
Costo-scapulaire, Rippenschulterblattmuskel, Costo-scapularis: Vicq d'Azyr, Cuvier, Tiedemann, Meursinge (= Pectoralis minor hominis), Perrin, Sabatier.
Unterer Rippenschulterblattmuskel (Costo-scapularis inferior): Wiedemann.
Vorderer sägeförmiger (oder kleiner Brust-)Muskel, Serratus anticus minor, Serratus parvus anticus: Meckel („höchst wahrscheinlich"), Schöpss, Stannius, Gurlt, Nitzsch, Giebel, Klemm, Owen, Magnus, Selenka, de Man, Gruber.
Serratus anterior: Klemm.
Serratus magnus (främre del), Portio anterior serrati magni, Faisceau antérieur du grand dentelé: Sundevall, Rüdinger, Alix.
Grand dentelé antérieur: Gervais et Alix, Filhol.
Pars. ant. m. serrati spf. (Serratus superficialis anterior): Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.
Thoraco-scapularis: Shufeldt.
Wahrscheinlich First part of the Serratus anticus: Beddard and Mitchell, Mitchell.
Pars anterior m. thoraci-scapularis: Gadow.

Ziemlich schmaler und meist nicht starker Muskel, der von dem ventralen Ende der letzten Halsrippen (resp. Halsrippe) und des Vertebrocostale der 1. Dorsalrippe (resp. Dorsalrippen) entspringt, mit meistens descendenten bis transversalen Fasern proximo-dorsalwärts verläuft und — von einer Ausnahme abgesehen — an dem vorderen Teile des ventralen Randes der postglenoidalen Scapula inseriert.

Er liegt (bei den Carinaten) zum größeren Teile seines Verlaufes unter dem M. scapulo-humeralis posterior und schiebt sich mit seinem insertiven Ende zwischen die Pars scapularis externa und interna des M. subcoraco-scapularis ein. Meist wird er hierbei in der ganzen Breite seiner Insertion von der P. externa gedeckt

Digitized by Google

oder selbst ein wenig von ihr überragt; minder häufig deckt dieselbe nur seinen vorderen Teil (vorderes $^1/_4$—$^1/_2$ bei Argus, Meleagris, Crax, Ketupa, Bubo, den meisten Picidae, vordere $^1/_2$—$^4/_5$ bei Spheniscus, Himantopus, Otis, Indicator, Capito, Meiglyptes) oder überragt ihn um ein Beträchtliches nach hinten (bei Podiceps, Phoenicopterus, Platalea, Sula, Fregata, Puffinus, den Alcidae, Aramus, einigen Fulicariae, Opisthocomus, Pterocles, den meisten Columbae, den Macrochires, Todus). Einige Familien sind durch ein ziemlich übereinstimmendes Verhalten ihrer Gattungen gekennzeichnet (z. B. die Accipitres, Pici und Passeres und selbst die ganze Gruppe der Coracornithes), andere zeigen eine größere Divergenz (z. B. die Limicolae, Galli und namentlich die Steganopodes). Die beiden Faktoren dieser Variabilität — die verschiedene Breite des Ursprunges des M. subscapularis externus und der Insertion des M. serratus superficialis anterior — beteiligen sich hierbei in sehr wechselnder Weise. Bei sehr breitem Ursprunge des M. scapulo-humeralis posterior (z. B. bei einzelnen Galli, insbesondere bei Talegalla) kann sich auch dieser Muskel zwischen das Ende des M. subscapularis externus und den Insertionsteil des M. serratus spf. anterior einschieben. Mit seinem vorderen Rande hilft der Muskel den Anfang des Thorax abgrenzen, mit seinem hinteren tritt er zu dem M. serratus superficialis posterior in wechselnde Beziehungen. Bei den meisten Carinaten und bei Rhea ist er von diesem Muskel getrennt und oft auch mehr oder minder entfernt, bei den meisten Ratiten (Struthio, Casuarius, Apteryx) und mehreren Carinaten (Ardeidae, Vultur [ind., nach Rüdinger], Buteo [ind., nach Schöpss], Fulmarus, Corythaix, Rhamphastus, Bucorvus, Steatornis, vielen Striges) bildet er dagegen mit diesem einen einheitlichen Muskel (M. serratus superficialis). Wie schon oben (p. 386) erwähnt, hat man hierbei in dem Verhalten der Ratiten mehr primitive, reptilienähnliche Zustände zu erblicken, in dem der genannten Carinaten dagegen eine sekundäre Verschmelzung der bei den meisten Vertretern dieser Gruppe bereits getrennten Abteilungen. Zahlreiche Uebergänge bei verwandten Gattungen (Botaurus, Vultur, Tinnunculus, Buteo, Puffinus, Capitonidae, Buceros, Bubo, Ketupa, auch Goura) verknüpfen diese Formen mit denjenigen der vollkommenen Scheidung beider Muskeln. Bei Vultur und Buteo liegt selbst individuelle Variierung vor.

Der Ursprung des Muskels beginnt in wechselnder Weise von den letzten Cervicalrippen und der ersten Dorsalrippe, und

Digitized by Google

zwar von dem ventralen Bereiche der Vertebrocostalien, oft auch von den Proc. uncinati (*Pr. unc*); mitunter kann er noch auf die der ersten Rippe folgende intercostale Fascie und auf den vorderen Rand der zweiten, ganz vereinzelt selbst dritten Rippe übergreifen, gewinnt aber hier nur selten Bedeutung. Bei vielen Vögeln kommt der Muskel nur von einer Rippe (letzte Halsrippe bei Rhea, Bernicla, Cygnus ferus, Sula, Pelecanus, einigen Galli, Opisthocomus, vielen Psittaci, Zanclostomus, einzelnen Picidae und Passeres, Buceros, Colius, 1. Dorsalrippe bei Colymbus, mehreren Accipitres, Pterocles, Bubo), bei einigen von 3 Rippen (2 letzte Halsrippen und erste Dorsalrippe bei Tinnunculus, Copsychus; letzte Cervicalrippe und 2 erste Brustrippen bei Puffinus, Fulmarus, Anous, Himantopus, Geranus, Gallinula, Ocydromus, mehreren Passeres; 3 erste Brustrippen bei Psophia; weitaus die meisten Vögel haben einen Ursprung von 2 Rippen, und zwar meist von der letzten Hals- und ersten Brustrippe, recht häufig von den beiden letzten Halsrippen, minder häufig [Anous, Aramus, Otis, Phaethornis] von den beiden ersten Brustrippen. Bei einem Ursprunge von 2 Rippen ist meist das von der hinteren ausgehende, bei einem von 3 Rippen in der Regel das von der mittleren beginnende Bündel das stärkste; doch sind auch Fälle, wo sich der Ursprung in gleicher Weise verteilt oder in der vorderen Rippe seinen Schwerpunkt findet, keine Seltenheit. Der Wechsel ist sehr groß, und selbst innerhalb der Familien, Gattungen und Species können die mannigfachsten Variierungen beobachtet werden. Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese außerordentliche Variabilität ebenfalls mit der metamerischen Umbildung in Zusammenhang bringt. Gerade die Stelle, welche der Muskel einnimmt, nämlich die Grenze der cervicalen und dorsalen Region, fällt in den Bereich der sich am sichtbarsten abspielenden Umbildungen, und die Muskeln, als das feinere, anpassungsschnellere und aktivere Reagens bei diesen Vorgängen, werden dieselben in höherem Maße darbieten als das Skeletsystem. Bei einem Ursprunge von 2 oder 3 Rippen kann der Muskel (durch Vermittelung der von der intercostalen Fascie kommenden Fasern) einheitlich beginnen oder auch mit separierten Zacken entspringen; seltener sind dieselben sehr tief getrennt (z. B. bei Cygnus atratus, Numenius [ind.?]), wo beide sich erst kurz vor der Insertion vereinigen.

Hinsichtlich der Insertion des Muskels nimmt Rhea einen ganz besonderen Platz ein, indem der Muskel sich hier an den Dorsalrand und Dorsalsaum der Innenfläche des Anfanges der

Scapula anheftet. Bei allen anderen untersuchten Vögeln inseriert der Muskel im vorderen Bereiche des ventralen Randes der postglenoidalen Scapula (exkl. den Anfang derselben, der von dem Ursprunge des M. anconaeus scapularis eingenommen ist). Hierbei kann die Breite und Lage der Insertion sehr wechseln. Eine sehr schmale Insertion (ca. $^1/_{12}$ der postglenoidalen Scapula) kennzeichnet Sula, Pelecanus, Crypturus, einige Galli, Pterocles und die meisten Columbidae, eine relativ breite ($^1/_4$—$^1/_3$ der postglenoidalen Scapula) Spheniscus, Goura, Indicator, Momotus, Podargus, Ketupa; die meisten Vögel nehmen $^1/_6$—$^1/_9$ der postglenoidalen Scapula ein. Die Insertion geschieht in den meisten Fällen im distalen Bereiche des proximalen $^1/_3$, seltener (z. B. bei mehreren Falconidae, Fregata, Crypturus, Dacelo, Bubo, Ketupa etc. etc.) in dem Gebiete des mittleren $^1/_3$. Bei Spheniscus inseriert der Muskel an dem 2. und 3. $^1/_6$, bei Goura an dem 2.—4. $^1/_7$. Auch hier sind mehrfache Variierungen der Insertion zu beobachten, die aber verhältnismäßig viel geringer sind als die des Ursprunges. In einigen Fällen (namentlich bei Ocydromus) kommt eine relative Verbreiterung der Insertion dadurch zustande, daß die Scapula infolge der Rückbildung der scapulohumeralen Muskeln sich mehr verkürzt, der M. serratus superficialis anterior dagegen relativ konstanter bleibt; die meisten Variierungen sind aber weniger durch Veränderungen der Scapula als durch solche des Muskels bedingt. — Die Insertion geschieht in der Regel mit Hilfe einer mehr oder minder langen, platten Sehne oder Aponeurose; allein bei den Impennes kommt eine fleischig-sehnige Anheftung des Muskels zur Beobachtung.

Der Faserverlauf des M. serratus superficialis anterior ist in der Regel ein descendenter oder descendent-transversaler. Nur bei sehr weit nach hinten liegendem Ursprunge (bei einigen Gruiformes, vor allem bei Psophia) kann er ein descendent-longitudinaler werden.

Die Länge des Muskels bietet wenig bemerkenswerte Verhältnisse dar; sie ist im ganzen eine mittlere und kann im Zusammenhange mit dem mehr distal liegenden Ursprunge bei den Alectorides eine ansehnlichere werden. — Ebenso wird die Breite des M. serratus spf. anterior von der Breite des Ursprunges und der Insertion beherrscht, doch nicht in einfachen Verhältnissen. Eine ansehnliche Breite (des gesonderten M. serratus spf. anterior) wurde bei Spheniscus, Larus, Ocydromus, Goura, Colius, Podargus, eine recht geringe bei den meisten Anseres, vielen Accipitres,

Digitized by Google

einigen Steganopodes, Crypturus, vielen Galli (insbesondere den Tetraonidae), Opisthocomus, den Columbiformes und Buceros gefunden. Mit einziger Ausnahme von Spheniscus (und wohl den Impennes überhaupt) ist der Muskel stets schmäler als der M. serratus spf. posterior.

Die Dicke des Muskels ist niemals eine bedeutende. Unter den untersuchten Vögeln sind durch einen relativ ziemlich kräftigen Muskel Puffinus, Ocydromus, Momotus, Colius, Caprimulgus, Podargus und vor Allen Spheniscus gekennzeichnet; relativ am schwächsten ist der Muskel bei Chauna, vielen Accipitres, Opisthocomus, Pterocles, Upupa, Buceros; die übrigen Vögel behaupten Mittelwerte. In der Regel ist der Muskel etwas stärker als der M. serratus spf. posterior.

Ein Zerfall des M. serratus spf. anterior in 2 ganz getrennt entspringende und erst nahe der Insertion sich vereinigende Zacken (Köpfe) wurde bei Cygnus und Numenius beobachtet (s. oben p. 389).

Innerviert durch den R. serratus superficialis anterior und zugleich in der Regel durchbohrt von dem N. serratus spf. posterior.

Die Pars anterior m. serrati superficialis (M. serratus superficialis anterior) ist eine selbständig gewordene vordere Abteilung des bei Reptilien einheitlichen Muskels (Serratus superficialis s. Thoraci-scapularis superficialis, cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 704, 753, 776 f., und IV, 1900, p. 403 f., 446, 466 f., 501). Bei den meisten Ratiten ist diese Einheit noch gewahrt, bei den meisten Carinaten dagegen aufgegeben, aber bei einigen wieder durch sekundäre Differenzierung erreicht. Zahlreiche Uebergänge zwischen den getrennten und vereinigten Abteilungen, sowie die gemeinsame Innervation ergeben unzweifelhaft die Zusammengehörigkeit beider Muskeln und zugleich auch ihre relativ späte Trennung in der Vogelklasse. Speciellere Uebereinstimmungen der vorderen Partie existieren auch hinsichtlich des Verhaltens zum M. subscapularis bei Reptilien und Vögeln, was mit Recht bereits von Rüdinger hervorgehoben wurde.

Die wahre Bedeutung des Muskels ist von Sundevall, Rüdinger, Selenka, Alix und Gervais erkannt, namentlich aber von Selenka am schärfsten präcisiert worden.

Mehrere Autoren faßten den M. serratus superficialis anterior als eine besondere, dem Serratus nicht vergleichbare Bildung auf, die sie zumeist Costo-scapularis benannten; andere rechneten ihn

Digitized by Google

zu dem System des M. pectoralis und verglichen ihn zum Teil schlechtweg dem M. pectoralis s. serratus anticus minor; noch andere (Perrin, Sabatier) brachten ihn zu dem M. sterno-coracoideus oder M. sterno-costo-scapularis in intimere Beziehung. Namentlich Sabatier wendet sich am schärfsten gegen die Vergleichung mit dem M. serratus und betont — unter besonderem Hinweise auf die übrigens von ihm unrichtig angegebene relative Lage zum Plexus brachialis — die Richtigkeit seiner Vergleichung.

Ich kann mich mit allen diesen Deutungen nicht vereinigen; die Untersuchung auf breiterer Grundlage zeigt mir die Zugehörigkeit des Muskels zum Serratus-System.

Sehr eigentümlich und nur durch weitgehende sekundäre Umbildungen und Reduktionen zu erklären ist das Verhalten der Insertion bei Rhea. Die Besprechung mehrerer von den folgenden Muskeln wird lehren, daß gerade diese Gattung durch mannigfache Besonderheiten des Muskelsystems ausgezeichnet ist, welche auf einen komplizierten Gang ihrer Phylogenese und eine früh begonnene specifische Differenzierung schließen lassen.

b) Pars posterior m. serrati superficialis (M. serratus superficialis posterior) (*s.p*, *s.spf.p*).

M. tertius scapulae: Aldrovandi.
M. sextus, qui respondet serrato majori: Steno.
Vielleicht deuxième portion du grand dorsal: Vicq d'Azyr.
Rückwärtszieher des Schulterblattes: Merrem.
Grand dentelé, Großer Sägemuskel, Serratus magnus, Großer vorderer Sägemuskel, Serratus anticus major, Serratus magnus anticus: Cuvier, Tiedemann, Carus, Meckel (Vergl. Anatomie), Schöpss, d'Alton, Mayer, Stannius, Gurlt, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Klemm, Owen, Magnus, Coues, Selenka, de Man, Perrin, Weldon, Shufeldt.
Sägemuskel, Serratus: Wiedemann, Beddard (vor 1890).
Serratus posterior: Klemm, Beddard (1890).
Serratus magnus (bakre del), Portio posterior serrati magni, Faisceau postérieur du grand dentelé: Sundevall, Rüdinger, Alix.
Grand dentelé postérieur: Gervais et Alix, Filhol.
Pars post. m. serrati spf. (M. serratus superficialis posterior): Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.
Part 2 of the Serratus posterior: Beddard and Mitchell, Mitchell.
Pars posterior m. thoraci-scapularis: Gadow.

Nicht starker, aber in der Regel ziemlich breiter Muskel, der von einer wechselnden Anzahl von Vertebrocostalien entspringt und mit in der Hauptsache nach vorn und oben verlaufenden (descendenten) Fasern nach dem hinteren Teile des ventralen Randes der Scapula geht.

Er wird zum Teil von dem M. serratus superficialis metapatagialis, mit dem er oft (besonders bei Tubinares) am Ursprunge noch in mehr oder minder innigem Zusammenhange steht, gedeckt; zum Teil liegt er direkt unter der Haut, bei weiter Ausdehnung nach hinten auch unter der Beinmuskulatur. Gegen die Insertion zu schiebt er sich unter das hintere Ende des M. scapulo-humeralis posterior. Mit seiner Unterfläche liegt er den Rippen und Spatia intercostalia auf, deckt aber zugleich mit seinem oberen Ende den M. serratus profundus; bei Rhea hängt er mit diesem Muskel innig zusammen und scheint mit ihm einen mehr oder minder einheitlichen Muskel zu bilden. Mit seinem vorderen Rande kann er zu dem M. serr. spf. anterior in Beziehung treten; meist ist er von diesem getrennt und mehr oder minder weit entfernt; nicht selten aber berührt er dessen hinteren Rand und ist selbst derartig mit ihm verschmolzen, daß er mit ihm einen einheitlichen M. serratus superficialis bildet. Bei den Ratiten kennzeichnet sich dieser als primitive einfache Bildung, bei mehreren Carinaten dagegen als ein erst durch sekundäre Vereinigung der beiden ursprünglich getrennten Serrati (anterior und posterior) einheitlich gewordenes Gebilde (vergl. oben p. 386 und 388). Der hintere Rand des Muskels zeigt in der Regel keine besonderen Beziehungen zu den benachbarten Teilen; bei einigen Vögeln (Pici) kann er teilweise zu dem M. rhomboides superficialis in Berührung (Rhamphastus) und selbst Verbindung (Picidae) treten; bei Rhea existieren ähnliche Verhältnisse zu dem M. rhomboides profundus.

Der Ursprung des Muskels beginnt in sehr variabler Weise von den Vertebrocostalien der Dorsalrippen, meist in der Höhe der Basen der Proc. uncinati und oft von diesen selbst (nicht selten auch von den zwischen den Rippenkörpern und Proc. uncinati erstreckten Membranae triangulares, sowie von den dazwischen liegenden Fasciae intercostales, wobei meist die vorderen Ursprünge etwas ventraler liegen als die hinteren. Recht selten entspringt der Muskel oberhalb des Niveaus der genannten Processus (bei Rhea, Phoenicopterus), nicht so selten ventral von denselben (z. B. bei Carbo, vielen Coracornithes, insbesondere

Digitized by Google

den meisten Pico-Passeres). Je nachdem die von der intercostalen Fascie kommenden Fasern mehr oder minder deutlich gebildet sind, entsteht der Muskel mehr einheitlich (besonders bei Sula, Larus, Bucorvus etc.) oder mehr mit gesonderten Zacken (besonders bei den Accipitres, Pelecanus, Spheniscus, vielen Pico-Passeres, Phaethornis, Eurystomus, Podargus). Meist sind die vorderen Zacken deutlicher ausgeprägt und fleischiger als die hinteren, die mehr sehnig-muskulös von ihren Ursprungspunkten ausgehen. Uebrigens findet in der Verteilung des geweblichen Materials ein großer Wechsel statt, indem der Muskel bald durchweg oder fast durchweg muskulös (z. B. bei Plotus, den Coccyges, mehreren Passeres, Cypselidae, Colius und den meisten Coraciiformes) oder größtenteils (mit Ausnahme des hinteren sehnigen Endes) muskulös beginnt (bei den meisten Vögeln), bald zur Hälfte fleischig (vorn) und sehnig (hinten) entspringt (z. B. bei mehreren Anseres, Podiceps, den meisten Accipitres), bald einen größtenteils (exkl. das vordere Ende) oder fast ganz aponeurotischen Ursprung hat (z. B. bei Anser, Colymbus, Otis, Geranus, Galli). Das Vorwiegen des sehnigen Gewebes am hinteren Ende des Ursprunges wird man auf eine mit der Distalwanderung des Muskels Hand in Hand gehende Eroberung der thorakalen Fascie mit Umwandlung derselben in eine Ursprungsaponeurose zurückführen können; der mehr ausgebreitete sehnige Ursprung des Muskels bei vielen Vögeln dagegen dürfte als eine Reduktionserscheinung desselben zu erklären sein. — Die Ursprungszacken des Muskels greifen zugleich in diejenigen des M. obliquus abdominis externus ein und können, bei guter Ausbildung beider Muskeln, zugleich recht innig mit denselben verschmelzen, so daß dann beide Muskeln nur künstlich zu separieren sind; doch erreicht diese Verbindung selten höhere Grade.

Die Anzahl der Ursprung gewährenden Rippen schwankt zwischen 2 und 6. Ein schmaler Ursprung (von 2 Rippen) findet sich bei Anser (ind.), den meisten Pelargi, Pelecanus, Apteryx oweni (Beddard), Numida, Opisthocomus (mit Uebergang zu 3 Rippen), Merops; ein recht breiter (von 5 Rippen) bei Chionis, den meisten Fulicariae, Hemipodius, Copsychus; Rallus zeigt selbst einen Ursprung von 6 Rippen. Der überwiegenden Mehrzahl der Vögel kommt ein Ursprung von 3 Rippen zu; doch ist ein solcher von 4 Rippen ebenfalls sehr häufig zu beobachten. Auch hier sind innerhalb gewisser Familien und Gattungen [insbesondere bei

Digitized by Google

Apteryx[1]), den Fulicariae, Galli und Passeres] mannigfache Variierungen (bis zu einer Differenz von 2 Rippen) zu konstatieren; andere (z. B. die Anseres, Ciconiidae, Psittaci) zeigen minder abweichende Zahlen. Schwankungen individueller und antimerer Natur sind ebenfalls nicht selten.

Die Verteilung des Ursprunges auf die vorderen, mittleren und hinteren Rippen ist einem so außerordentlichen Wechsel unterworfen, daß eine kurze Rekapitulation hier unmöglich ist und auf die specielle Beschreibung in meinen Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel (p. 368 f.) verwiesen werden muß. Mehr vordere Rippen (letzte Cervicalrippe, 2—3 erste Dorsalrippen) werden von Rhea, Phoenicopterus, Botaurus, den meisten Steganopodes, vielen Galli, Opisthocomus, einigen Columbae, den meisten Psittaci, Atrichia, den meisten Alcedinidae, Caprimulgus, Podargus etc., mehr hintere Rippen von Chauna, den Anseres, Colymbus, Scopus (Beddard), den Alcidae und vielen Charadriidae, Pterocles, Galbula, Phaethornis etc. bevorzugt; bei einem recht breiten Ursprunge werden natürlich vordere und hintere Rippen in gleicher Weise eingenommen. Die letzte Cervicalrippe beteiligt sich am Ursprunge bei mehreren Columbae, Conurus, einzelnen Cuculidae, Harpactes, Dacelo, Pelargopsis, Todiramphus, Buceros. Auch hinsichtlich dieser Verhältnisse finden sich zahlreiche, auch individuelle und antimere Variierungen; Verschiebungen bis zu 2 Metameren wurden unter anderem bei den Colymbidae, Columbidae und Alcedinidae beobachtet. Die Differenzen erklären sich durch eine metamerische Umbildung des Skelet- oder Muskelsystemes oder beider zusammen. (Näheres hierüber siehe unten sub M. serratus superficialis metapatagialis.)

Die Insertion des Muskels findet an dem ventralen Rande des postglenoidalen Teiles der Scapula und zwar immer, in mehr oder minder großer Ausdehnung, an dessen hinterem (caudalem) Bereiche statt; an der Scapula praemorsa der Galli kann sie auch auf den stumpfen hinteren Rand des Endes derselben übergreifen. Eine recht breite Insertion (an den distalen $^3/_5$—$^1/_2$) kennzeichnet Botaurus, Megalaema, Buceros, eine breite (an den distalen $^3/_7$ bis $^2/_5$) Rhea, Chunga, mehrere Accipitres, Puffinus, Psophia, Eurypyga, Aramus, Colius, die Bucerotidae, Dacelo, Steatornis, Podargus; auf der anderen Seite findet sich eine schmale bis

1) Beddard (1899) giebt für Apteryx australis 4, für A. haasti 3 und für A. oweni 2 Ursprungszacken an.

sehr schmale Anheftung (am distalen $^1/_6$—$^1/_8$) bei den meisten Anseres, Colymbus, Rhynchaea, den meisten Fulicariae, mehreren Galli, Pterocles, einzelnen Passeres. Bei den meisten Vögeln inseriert der Muskel am distalen $^1/_3$. Rhea zeigt die (vielleicht durch die sekundäre Verkürzung der einstmals langen Scapula erklärbare) Besonderheit, daß hier der Muskel hinten über das distale Ende der Scapula hinausreicht und mit dem M. rhomboides profundus in Verbindung tritt. — Die Insertion geschieht bei der Mehrzahl der Vögel fleischig-sehnig; in der Regel wiegen vorn die aponeurotischen, hinten die muskulösen Elemente vor Eine rein aponeurotische Insertion, mitunter Zeichen der Rückbildung des Muskels, wurde bei den Ratiten, den Anseres, Colymbidae, Pelargi, Carbo, Pelecanus, Otis, den Fulicariae, Crypturus, eine vorwiegend sehnige bei Sula, den Laridae, Geranus nebst Verwandten, den meisten Galli, Opisthocomus, Buceros, Otis etc. beobachtet; bei Corythaix und Steatornis fanden sich vorn und hinten fleischige, in der Mitte sehnige Insertionsfasern.

Der Faserverlauf des Muskels ist in der Hauptsache descendent; zugleich konvergieren die Fasern in der Regel nach der Scapula zu, so daß im vorderen Teile des Muskels die transversal-descendente bis transversale, im hinteren die longitudinal-descendente bis longitudinale Richtung überwiegt. Namentlich bei den Fulicariae ist diese Konvergenz sehr ausgesprochen. Bei verkürzter Scapula (Picidae) wiegt die longitudinal-descendente Faserrichtung vor.

Die Länge des M. serratus superficialis posterior ist in erster Linie von der größeren oder geringeren Höhe des Ursprunges abhängig. Ein recht kurzer Muskel wurde namentlich bei Phoenicopterus, Ciconia, Puffinus, den Alcidae etc., ein relativ langer bei Chunga, Carbo, Aramus etc. gefunden.

Die Breite des Muskels ist recht bedeutend bei den meisten Accipitres, Aramus, Fulica, Hemipodius, Corythaix, den Cuculidae und mehreren anderen Coccygomorphae, gering bei Colymbus, Numida, Atrichia, einzelnen Passeres (z. B. Prosthemadera), Merops; namentlich bei den Passeres zeigt die Breitendimension große Variierungen.

Die Dicke des Muskels erreicht selten eine ansehnliche Größe. Ein relativ ganz kräftiger M. serratus spf. posterior fand sich bei Chunga, Plotus, einigen Fulicariae, Corythaix, den Cuculidae, Colius, den Macrochires, Harpactes, Eurystomus, Podargus, den Striges, ein sehr dünner dagegen bei Rhea, den Colymbidae,

Digitized by Google

Ciconia, Uria, Psophia, den meisten Galli etc. Bei vielen Vögeln nimmt die Dicke nach vorn zu ab und kann hier bei einzelnen (namentlich denjenigen, wo der Muskel dem M. serr. spf. anterior genähert ist) eine nahezu mikroskopische Dünnheit erreichen. Letztere Formen sind nicht ohne Interesse, indem sie Uebergänge zu der einheitlichen Bildung des M. serratus superficialis repräsentieren.

Nicht selten gelingt es, an dem M. serratus spf. posterior eine ansehnlichere oberflächliche und eine unbedeutendere tiefe Schicht zu unterscheiden. Besonders bei den Accipitres, Steganopodes und Striges sind dieselben unschwer nachzuweisen.

Innerviert durch den N. serratus superficialis posterior, der bald von dem vorderen Rande, bald von der Oberfläche her in den Muskel eintritt.

Die allgemeine Homologie des M. serratus superficialis posterior mit dem Serratus ist wohl von sämtlichen Autoren erkannt worden; die Einen vergleichen ihn mit diesem Muskel in seiner Gesamtheit, die Anderen nur mit dem hinteren Teile desselben. Letzterer Deutung schließe ich mich an: wie sein Name andeutet, entspricht er der hinteren Abteilung des M. serratus superficialis s. thoracoscapularis superficialis der Reptilien. Damit ist er auch dem Hauptteile des M. serratus anticus major der menschlichen Anatomie zu vergleichen.

Bei der Mehrzahl der Vögel als distinkter Muskel auftretend, ist er bei gewissen Ratiten von der vorderen Abteilung des Serratus superficialis noch nicht gesondert und hat sich bei einzelnen Carinaten wieder sekundär mit derselben vereinigt (s. auch p. 386). Der bei den Reptilien zu beobachtende Zusammenhang des Ursprungsteiles des Muskels mit dem M. obliquus abdominis externus kommt auch sehr vielen Vögeln zu, erreicht aber selten so hohe Grade wie bei den meisten Reptilien; auch hier kennzeichnet die Vögel eine höhere Specialisierung ihres Muskelsystemes.

Wahrscheinlich ist der Muskel keine einheitliche Bildung, sondern setzt sich aus dem echten Serratus superficialis posterior und der oberflächlichen Schicht des Serratus profundus zusammen (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 706 und 778; IV, 1900, p. 405, 447, 468 und 501, sowie die folgende Darstellung des Serratus profundus der Vögel p. 405 f.), wofür die bei nicht wenigen Carinaten zu beobachtende Sonderung in eine oberflächliche und tiefe Schicht spricht; bei anderen scheinen beide Lagen vollkommen verschmolzen zu sein. Bei Rhea hat es sogar den Anschein, als ob die ober-

flächliche Schicht (der eigentliche Serratus superficialis) in partielle Rückbildung getreten wäre und der Hauptteil des Muskels von der tiefen (dem Homologon der oberflächlichen Lage des Serratus profundus der Reptilien und Struthionidae) gebildet würde. Bei den anderen Ratiten hingegen findet sich der Serratus superficialis in ansehnlicher Ausbildung und zeigt zum Teil dem gesamten Serratus profundus gegenüber eine gewisse Selbständigkeit.

c) Pars metapatagialis m. serrati superficialis (M. serratus superficialis metapatagialis) (*s. mpt*, *s. spf. mpt*).

Extenseur de la membrane postérieure de l'aile, Spanner der hinteren Flügelhaut (Flughaut), Tensor membranae posterioris alae: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Heusinger, Carus, Klemm, Rüdinger, Selenka.
Peaucier du ventre, Peaucier: Cuvier, Jullien.
Von den Rippen kommendes Verstärkungsbündel des Tensor membranae posterioris alae: Tiedemann, Meursinge.
Muskel der hinteren Flügelfalte, M. plicae alaris posterioris: Schöpss, d'Alton, Wagner, Gurlt.
Costo-cutaneus s. Tensor patagii alaris: Nitzsch-Giebel.
Dermo-costalis: Owen.
Dermo-ulnaris: Owen (?), Shufeldt.
Tensor cutis brachialis posterioris (Rest des Panniculus carnosus der Säugetiere): Magnus, Helm.
M. tenseur de la membrane alaire: Milne-Edwards.
Costo-alaris (Costo-anconaeus): Humphry.
Tenseur de la membrane axillaire: Alix, Gervais et Alix, Viallane.
Pars metapat. m. serrati spf. (M. serratus superficialis metapatagialis): Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.
Pars metapat. m. thoraci-scapularis: Gadow.
Slip from the M. serratus to the M. metapatagialis: Newton-Gadow.
Pars metapatagialis of the Serratus posticus, Serratus metapatagialis: Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1897).

Im ganzen mäßig breiter und ziemlich dünner bis dünner Muskel, der von dem ventralen Bereiche der Vertebrocostalien entspringt und in der Regel mit schräg nach vorn und oben (descendent) resp. nach vorn verlaufenden Fasern nach dem Metapatagium geht. Bei einigen Vögeln (den Struthiones, Rheae, Casuarii, Impennes, Ocydromus, Trochilidae, einzelnen Cypselidae,

Digitized by Google

Atrichia) fehlt er. Die mit den meisten Carinaten übereinkommende Existenz des Muskels bei Apteryx ist bemerkenswert.

Er liegt direkt unter der Haut; sein hinterer Teil wird, namentlich wenn der Muskel weit hinten entspringt (besonders bei Steganopodes und Meropidae), in mehr oder minder großer Ausdehnung von der Beinmuskulatur gedeckt. Andererseits deckt er mit seinem Anfangsteile den M. serratus superficialis posterior, von dem er als oberflächliche Aberration ableitbar ist; je nach seiner geringeren oder größeren Selbständigkeit kann er mit diesem noch in ausgedehnter Weise am Ursprunge zusammenhängen (Fulmarus, Fulicariae, Bucorvus, Pici etc.) oder von ihm deutlich separiert sein (meiste Vögel). Bei mehreren Gattungen (Chauna, Apteryx, den Meropidae, Buceros, vielen Striges) kann er auch weiter hinten (caudal) als der Serratus spf. posterior entspringen und repräsentiert dann nicht die oberflächliche Schicht des Serratus superficialis, sondern den hintersten Abschnitt desselben; in diesen Fällen deckt er den M. serratus spf. posterior erst in seinem weiteren Verlaufe. Ausnahmsweise tritt er auch zu dem hier sehr weit ventralwärts erstreckten M. latissimus dorsi posterior in Beziehung, indem er den Ventralsaum desselben zum Teil deckt und mit seinem Ursprunge verwächst.

Der Ursprung des Muskels findet meist direkt neben dem des M. serratus spf. posterior von der Außenfläche der Vertebrocostalien, in dem Gebiete zwischen den ventralen Enden derselben und den Proc. uncinati, statt, wobei gewöhnlich die vorderen Bündel ventraler als die hinteren entspringen. Die specielle Stelle des Ursprunges wechselt hierbei beträchtlich. Ziemlich hoch, vom Niveau der Proc. uncinati und mitunter von diesen selbst, entspringt der Muskel z. B. bei den Colymbidae, Otis, den meisten Fulicariae, Apteryx, Pterocles, einigen Columbae, den Psittaci, den Macrochires, Todi, Eurystomus, Podargus; recht tief, nahe dem ventralen Ende der Vertebrocostalien beginnt er bei Chauna, einigen Anseres, Plotus etc.; die meisten Vögel nehmen in einer selbst innerhalb der Familien wechselnden Weise verschiedene mittlere Höhen des Ursprunges ein. — Außer den Rippen dient namentlich im hinteren Bereiche auch die intercostale Fascie als Ausgangspunkt; auch hier läßt sich durch den Vergleich nahe verwandter Gattungen sichtbarlich nachweisen, wie der Ursprung an dieser Fascie nach hinten weitergreift und dieselbe zum Teil in eine Ursprungsaponeurose verwandelt.

Von besonderem Interesse ist die Lage des Ursprunges des

Digitized by Google

M. serr. spf. metapatagialis im Vergleiche zu dem Ursprunge des M. serr. spf. posterior. Bei den meisten Vögeln entspringt der Muskel in der Hauptsache im Bereiche des M. serr. spf. post., entweder, und zwar selten, von der gleichen Rippenzahl und denselben Rippen (bei Numenius und einigen Accipitres) oder meist von 1—5 Rippen weniger. Im letzteren Falle sind es gewöhnlich die hinteren, nicht selten die mittleren von den Ursprungsrippen des M. serr. spf. post., welche er bevorzugt, minder häufig (z. B. bei Megacephalon, Crax, Ptilinopus, Carpophaga, Meiglyptes, Gecinus, einzelnen Passeres) die vorderen. Niemals entspringt der M. serr. spf. metapatagialis weiter vorn als der M. serr. spf. posterior, recht oft mit seinem hinteren Bereiche weiter hinten als dieser Muskel, meist um eine Rippe (bei mehreren Anseres, den Ciconiidae, Botaurus, Tinnunculus, Buteo, Nisus, Fregata, Plotus, Fulmarus, Alca, Anous, Eurypyga, Podargus, Eurystomus, Athene, Strix), seltener um 2 Rippen (Phalacrocorax, Sula, Pelecanus, Puffinus) weiter nach hinten greifend. Ein ausschließlich hinter dem M. serr. spf. posterior beginnender Ursprung wurde nur bei Chauna, Apteryx, Merops, Buceros und den meisten Striges beobachtet; bei Apteryx und Merops (apiaster) war sein Ursprung um die Breite eines Metamers von dem des M. serr. spf. posterior entfernt, bei den anderen (inkl. Merops philippinus und M. quinticolor) schloß er direkt an diesen Muskel an.

Die Breite des Ursprunges wechselt von 1—4 Rippen. Ein schmaler Ursprung (von 1 Rippe) wurde bei Chauna, Palamedea (Beddard and Mitchell), Rallus, Crex, Apteryx, mehreren Galli, Opisthocomus, vielen Pico-Passeres, Cypselus, Dendrochelidon, Colius, den Bucerotes und Todi, ein breiter (von reichlich 3—4 Rippen) bei den Ardeidae, den meisten Accipitres und Steganopodes, einzelnen Laro-Limicolae, Caprimulgus beobachtet; bei vielen Vögeln entspringt der Muskel von knapp 3, bei den meisten von 2 Rippen. Nach Größe der Zacken sind hierbei alle möglichen Verschiedenheiten zu finden; namentlich die Formen, wo die hintere oder vordere Zacke äußerst klein ist, gewähren besonderes Interesse, indem sie Zwischenstufen zwischen den mit mehr oder mit weniger Zacken entspringenden Muskelbildungen repräsentieren. Hinsichtlich dieser Anzahl ist auch innerhalb der Familien ein sehr großer Wechsel, z. B. von 1 zu 2 (bei den Fulicariae, Passeres etc.), 2 zu 3 (bei den Colymbidae, Alcidae), 3 zu 4 (bei den Anseres, Steganopodes) und selbst 1 zu 3 (bei den Galli) oder 2 zu 4 Zacken (bei den Accipitres, Limicolae etc.)

zu finden. Auch eine individuelle und antimere Variabilität dokumentiert überall da, wo mehrere Exemplare derselben Species untersucht wurden, die große Veränderlichkeit des Muskels.

Diese Ursprünge können sich an jeder Rippe finden; bei wenig Sternalrippen kann selbst die 1. Poststernalrippe als Ausgangspunkt dienen (z. B. Merops, Buceros, Otus). Ein Ursprung von mehr vorderen Rippen kennzeichnet viele Galli (insbesondere die Megapodiidae und Cracidae), Opisthocomus, die Columbae, die Psittaci, Corythaix, mehrere Pici und die Alcedinidae; einen Beginn von mehr hinteren Rippen zeigen Chauna, die Alcidae, viele Charadriidae, die Fulicariae, Apteryx, die Meropidae, Buceros und die Striges.

Auch hier kommt ein großer Wechsel nach Gattungen, Arten und Individuen zur Beobachtung, der unter Berücksichtigung der Wirbelzahlen (zu denen die entsprechenden Rippen gehören) weitere interessante Belege darbietet, die zu der metamerischen Umbildung des Rumpfskelets und seiner Wirbelteile in Beziehung stehen. Man kann danach drei verschiedene Kategorien unterscheiden: 1) metamerische Umbildungen der Rippen und unbedeutende Veränderung des Muskels (z. B. bei den Ardeidae gegenüber den Ciconiidae, bei Parra gegenüber den Limicolae); 2) relativer Konservativismus des Skelets, aber metamerische Ausbreitung (Eroberung hinterer [caudaler] Ursprungsstellen) oder Wanderung (Aufgabe vorderer, Annexion hinterer Ursprungspunkte des Muskels, z. B. bei den Accipitres, Limicolae, Galli, Columbae); 3) metamerische Umbildung des Skelets und des Muskels (z. B. bei Anseres, Steganopodes). Bei der dritten Kategorie können beide Prozesse ungleich wirken oder auch parallel gehen, in welchem letzteren Falle dann der Muskel mit Rücksicht auf den Anfang der beweglichen Rippen gleich entspringt, aber mit Rücksicht auf die Zahl der Wirbel weiter hinten liegt.

Alle diese Variierungen des Muskels, im Zusammenhange genommen, lassen sich durchaus nicht durch die Annahme einer Ex- und Interkalation erklären, sondern finden nur durch die Hypothese einer metamerischen Umbildung des Skelet- und des Muskelsystemes eine befriedigende Erklärung.

Die Art des Ursprunges ist, was Getrenntsein der einzelnen Zacken anlangt, eine sehr wechselnde. Zwischen den beiden Extremen eines mehr oder minder einheitlichen Ursprunges von Rippen und intercostaler Fascie (z. B. bei Chauna, Fregata, Pelecanus, Fulmarus, den meisten Gruiformes etc.) und seines An-

Digitized by Google

fanges mit scharf gesonderten Zacken (z. B. bei den Anseres, Podiceps, Phoenicopterus, den Pelargi, Accipitres, Sula, Plotus, Puffinus, den Alcidae und Laridae, den Columbiformes, Podargus) finden sich alle möglichen Uebergänge, zum Teil auch ein Wechsel innerhalb der Familien. In der Regel kennzeichnet die vorderen Zacken eine größere Selbständigkeit und ein muskulöser Ursprung, während die hinteren mehr zusammenhängend von Rippen und Fascie aponeurotisch beginnen. Auch hierin spricht sich zum Teil die früher zustande gekommene Ausbildung der vorderen und die spätere Neubildung der hinteren Zacken aus.

Die Insertion geschieht an dem Metapatagium derart, daß sich der Muskel an das subcutane Bindegewebe desselben (das in den meisten Fällen mehr oder minder starke elastische Massen [besonders ansehnlich bei Pelecanus] entwickelt hat) ansetzt, wobei er in der Regel oberflächlich von dem hier auch endenden M. latissimus dorsi metapatagialis liegt. Gewöhnlich endet der M. serr. spf. metapatagialis bereits in der Achselhöhle, in gewissen Fällen (z. B. bei den Podicipediformes etc.) kann er sich aber auch über den proximalen Bereich des Oberarmes erstrecken. Durch Mittel des Metapatagiums und der darin befindlichen Sehnen und Elastiken wirkt er auch auf die Armschwingen. Außerdem ist er an die glatte Hautmuskulatur der Axillarregion angeheftet und steht dadurch auch zu der Schulterflur in Beziehung. Seltener (Colymbus, Otis) verbindet er sich mit einem unbedeutenden, vom M. pectoralis abdominalis zum Metapatagium abgegebenen Zipfel (M. pectoralis abd. metapatagialis).

In einzelnen Fällen (Fulmarus, Bucorvus) kann der Muskel auch mit einem kleinen sehnigen Nebenzipfel an der Scapula enden, dadurch ebenfalls an seine Abstammung von dem M. serr. spf. posterior in atavistischer Weise erinnernd. Bei Crax verbindet eine kleine Quersehne den Muskel mit der Scapula.

Bei Apteryx ist die Insertion nicht auf das Metapatagium allein specialisiert, sondern findet auch mit der Hauptmasse an der die Scapula deckenden Fascie und Haut statt (M. serratus superficialis dorso-cutaneus).

Der Faserverlauf des M. serr. spf. metapatagialis ist in der Regel ein descendenter; bei großer Länge der Fasern und relativ weit hinten liegendem Ursprunge kann er auch longitudinal-descendent bis longitudinal werden (z. B. bei Plotus, Carbo, Pelecanus, Eurypyga, Psophia, Chunga, Apteryx, Merops etc.).

Die Länge des Muskels ist gewöhnlich eine recht ansehn-

Digitized by Google

liche, so daß derselbe in den meisten Fällen als ein schlanker bezeichnet werden kann. In der Hauptsache richtet sie sich nach der Lage des Ursprunges; doch ist sie nicht allein davon abhängig. Recht kurze Fasern wurden unter anderen bei Otis, Geranus etc., recht lange bei den Anseres, Steganopodes, Alcidae, Laridae, Crypturi, Galli, Colius, Merops etc. beobachtet. Auch die Breite wird nicht allein durch die Breite des Ursprunges bedingt. Schmale Muskeln wurden bei Cygnus, Podiceps, Sula, Uria, Psophia, vielen Galli, den Pico-Passeriformes, Steatornis etc., breite bei den Anatinae (s. str.), Phoenicopterus, den Herodii, Accipitres, Fregata, Geranus, mehreren Charadriidae, Crypturus, Caprimulgus, Podargus etc. beobachtet. Auch hier findet sich innerhalb der Familien (namentlich bei den Anseres, Charadriidae und Galli) mannigfacher Wechsel. — Die Dicke des Muskels zeigt ebenfalls große Variierungen, die in der speciellen Beschreibung des näheren einzusehen sind. Dünne Muskeln wurden unter anderen gefunden bei Fregata, Psophia, vielen Fulicariae, Buceros, Merops etc., relativ ziemlich kräftige bei Chunga, den Accipitres, Carbo, Plotus, vielen Charadriidae, den Cuculidae, Pelargopsis, Caprimulgus, Otus etc. etc.

Innerviert durch den N. serratus superficialis metapatagialis, der sich von dem N. serr. spf. posterior ablöst (auch damit die Zusammengehörigkeit beider Muskeln dokumentierend) und seinen Muskel von der Innenfläche her versorgt.

Der M. serratus superficialis metapatagialis stellt eine den Vögeln eigentümliche Schicht des primitiven Serratus superficialis (Thoraci-scapularis superficialis) der Sauropsiden dar, die, namentlich von der hinteren Abteilung desselben ausgehend, mit oberflächlicher Insertion an das Metapatagium aberriert ist. Die Art der Innervation, der sehr häufige Zusammenhang seines Ursprunges mit dem Serratus spf. posterior, endlich die in einzelnen Fällen zu beobachtende Anheftung eines Teiles des Muskels an die Scapula begründen hinreichend diese Auffassung, die übrigens — allerdings ohne speciellere Motivierung — vielleicht bereits schon von Cuvier vermutet, später von Coues und Owen vertreten worden ist. Apteryx, der einzige Ratite mit einer hierher gehörenden Bildung, zeigt eine größere Ausbreitung der Insertion, welche vielleicht durch die hochgradige Verkümmerung der vorderen Extremität s. str., bei mäßiger Reduktion des M. serr. spf. metapatagialis erklärt werden kann; jedenfalls ist das bezügliche Verhalten mit größter Wahrscheinlichkeit aus einem Zustande

Digitized by Google

carinatenartiger Ausbildung abzuleiten, und man kann vielleicht daraus schließen, daß unter allen lebenden Ratiten Apteryx am spätesten seine ursprüngliche carinate Natur aufgab.

Die von zahlreichen Autoren vertretene Deutung als Teil des M. latissimus dorsi wird durch die Art der Innervation, wie durch das besondere Verhalten des Latissimus der Vögel ohne weiteres widerlegt. Die Bezeichnungen als Hautmuskel, hinterer Flughautmuskel, hinterer Flughautspanner etc. etc. erheben nicht den Anspruch auf Vergleichung.

Sicher ist der Muskel eine sekundäre Differenzierung der Vögel, die zu der Ausbildung des Metapatagiums in direkter Korrelation steht und wahrscheinlich bei allen Vögeln zu einer gewissen, nicht ganz frühen paläontologischen Zeit entwickelt war. Bei mehreren schlechten Fliegern und den kleinsten Formen unter den Carinaten, sowie bei der Mehrzahl der Ratiten ist er später zugleich mit der Rückbildung des Metapatagiums und der Armschwingen reduziert worden.

5. Serratus profundus (*s. prf*).

Sous-scapulaire: Vicq d'Azyr.
Anzieher des Schulterblattes: Merrem.
Oberer Rippen-Schulterblattmuskel (M. costo-scapularis superior): Wiedemann.
Hebemuskel des Schulterblattes, Schulterheber, Schulterblattheber, Levator anguli scapulae, Levator scapulae: Tiedemann, Meckel, d'Alton, Mayer, Owen, Gurlt, Meursinge, Sundevall, Nitzsch, Giebel, Klemm, Magnus, Rüdinger, Selenka, de Man, Haswell, Watson, Weldon, Shufeldt (vielleicht auch noch Serratus parvus anticus), Smith.
Rhomboideus inferior: Mayer.
Die Schulterheber (Levatores scapulae): Schöpss.
Kaum Rhomboideus minor (zum Teil): Macalister.
Wohl Rhomboideus e. p.: Haughton, Rüdinger.
Angulaire, Angulaire de l'omoplate: Alix, Gervais et Alix, Filhol.
Serratus profundus: Fürbringer, Gadow, Beddard, Buri.
Wahrscheinlich Second and third part of the Serratus anticus: Beddard and Mitchell.

Der M. serratus profundus stellt einen bei gewissen Ratiten (Struthio, Casuarius) ziemlich ausgebreiteten und komplizierten, bei anderen Ratiten (Rhea? und Apteryx) und den Carinaten einfacher gebauten und mehr zusammengedrängten Muskelkomplex

Digitized by Google

dar, der, von den hinteren Halsrippen und Halswirbeln, nicht selten auch von der 1. Dorsalrippe ausgehend, sich mit vorwiegend longitudinal resp. longitudinal-ascendent nach hinten verlaufenden Fasern an die Innenfläche der Scapula begiebt, wo er in verschiedener Ausdehnung inseriert.

Er liegt, wenigstens bei den Carinaten, zum größeren Teile unter der Scapula, wird aber auch teilweise von den Mm. rhomboides und serratus superficialis gedeckt. Häufig (namentlich bei Eurypyga, den Fulicariae, den Passeres, vielen Halcyoniformes etc.) schließt er sich mit seinem dorsalen Rande, besonders gegen die Insertion zu, direkt an den M. rhomboides profundus an.

Bei Casuarius und Apteryx ist letzterer Muskel nicht selbständig ausgebildet und noch im M. serratus profundus enthalten.

Bei Struthio und Casuarius lassen sich zwei ganz deutlich getrennte Schichten, eine oberflächliche und eine tiefe, unterscheiden, die beide mit mehreren Zacken von hinteren Hals- und von der 1. (resp. 1. oder 2.) Dorsalrippe entspringen. Die oberflächliche ist die dünnere Lage, liegt ventral von der Scapula und verläuft mit ascendenten Fasern an den Ventralsaum ihrer Innenfläche; die tiefe bildet einen kräftigeren und ansehnlicheren, von der Scapula größtenteils gedeckten, aber auch dorsal und ventral über sie hinausragenden Komplex, der mit konvergierenden, nach hinten verlaufenden Fasern an den hinteren Teil der Innenfläche der Scapula sich anheftet. Bei Rhea und Apteryx kann die oberflächliche Schicht nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden; sie ist aber wahrscheinlich bei beiden in dem M. serratus superficialis (s. auch p. 397) enthalten. Aehnlich bildet diese Schicht auch bei den Carinaten keine distinkte Lage mehr, sondern hat sich in ihren Rudimenten mit dem M. serratus superficialis posterior verbunden, dessen tiefere unselbständige Schicht darstellend (cf. p. 397 f.).

Der M. serratus profundus von Rhea, Apteryx und den Carinaten wird somit lediglich durch die tiefe Schicht des Serratus profundus von Struthio und Casuarius repräsentiert (vergl. auch p. 409).

Der Ursprung dieses Muskels (tiefe Schicht) beginnt mit einer wechselnden Zahl von Bündeln von den letzten Halswirbeln, und zwar von den Proc. transversi und den dorsalen Enden der Rippen derselben, sowie von den ersten Dorsalrippen, dorsal von dem Ursprunge des M. serratus superficialis, mitunter auch von deren Proc. uncinati und Membranae triangulares. Gewöhnlich

Digitized by Google

bietet auch die dazwischen liegende intercostale Fascie Ursprungsfläche dar; nur bei sehr distinkten Bündeln beschränkt sich der Ursprung auf das Skelet. Die vordersten Zacken gehen meist nur von Proc. transversi, die hintersten von Rippen aus, doch sind hierbei außerordentliche Variierungen zu konstatieren; bei einzelnen Gruppen (z. B. den Macrochires) kann sich der Ursprung lediglich auf Rippen, bei anderen (z. B. bei Hylactes [ind.?]) bloß auf Proc. transversi beschränken.

Die Zahl der Ursprung gebenden Wirbel resp. Rippen schwankt zwischen 5 und 2; ausnahmsweise (Hylactes auf der einen Seite) kann der Muskel auch nur von 1 Wirbel beginnen. Von 5 Wirbeln entspringt der M. serratus profundus bei Herodias, Ardea, Plotus, Eudyptes (Alix), Porphyrio; von 4 bei Podiceps, Botaurus, Psophia, Geranus, Eurypyga, Apteryx, Megalaema, mehreren Picidae und vielen Passeres; von nur 2 bei Chauna, Pelecanus, einigen Laridae, Limosa, Parra, Chunga, vielen Galli, Pterocles, den meisten Columbae und Psittaci, Hylactes, mehreren Macrochires, den Meropidae und Caprimulgidae. Den meisten Vögeln kommt ein Ursprung von 3 Wirbeln resp. Rippen zu. Auch hier sind innerhalb der Familien die mannigfachsten Variierungen der Zahl zu konstatieren; so z. B. schwankt der Ursprung zwischen 5 und 3 Rippen bei den Impennes und Fulicariae, zwischen 5 bis 2 bei den Steganopodes, zwischen 4 bis 2 bei den Galli, zwischen 4 bis 1 bei den Passeres; Schwankungen um 1 Wirbel werden sehr häufig (auch individuell und antimer) beobachtet[1]). Auch sind zwischen diesen Extremen mannigfache Uebergangsreihen aufzustellen, indem bald das erste, bald das letzte Bündel des Muskels von einem ganz minimalen Ausbildungs- (resp. Rückbildungs-)Stadium bis zu einer ansehnlichen Entfaltung alle möglichen Entwickelungsgrade darbietet.

Von den Ursprung gebenden Wirbeln resp. Rippen sind die beiden letzten Cervical- und die 1. Dorsalrippe am meisten bevorzugt. Doch kann sich der Ursprung ziemlich häufig bis zu dem drittletzten, nicht selten (bei den Ardeidae, Carbo, Porphyrio, Apteryx, den meisten Picidae, Eurylaemus, Podargus etc.) bis zu dem viertletzten, mitunter (bei Plotus, Dacelo, Pelargopsis) selbst bis zu dem fünftletzten Cervicalwirbel erstrecken; recht

1) Auch neuerdings wird von Beddard (1899) bei den verschiedenen Species von Apteryx ein Wechsel von 3—4 Ursprungszacken angegeben.

Digitized by Google

häufig dient auch die 2. Dorsalrippe bei mehreren Anatinae [s. str.], Colymbidae, Ciconia, den meisten Accipitres, Fregata, Fulmarus, Spheniscus, Alca, den Laridae, einigen Charadriidae, Psophia, Geranus, Aramus, Cryptonyx, Phaethornis, Caprimulgus, Steatornis, den meisten Striges), seltener die 3. (z. B. bei gewissen Impennes) als Ursprungsstelle. Die mannigfachsten generischen, individuellen und antimeren Variierungen sind hier zu beobachten und ebenso Verschiebungen nach vorn und namentlich hinten leicht zu konstatieren — ein Wechsel, der wie bei den vorhergehenden Muskeln nur durch die Annahme einer Wanderung des Brustgürtels längs des Rumpfes mit einer damit Hand in Hand gehenden metamerischen Umbildung des Muskels zu erklären ist.

Der Ursprung findet bald mit gesonderten Zacken (*s. prf. 1., 2., 3.* etc.; so recht deutlich bei den Colymbidae, den Accipitres, einigen Steganopodes, Corythaix, den Cuculidae, Eurystomus, den Striges etc.), bald mehr einheitlich statt (namentlich bei Aramus, Ocydromus, Crypturus, den Galli, den Columbae und Psittaci). Die Zacken verteilen sich bald regelmäßig auf die einzelnen Rumpfmetameren, bald kann auch eine Zacke von mehreren Wirbeln und der dazwischen liegenden Fascie entspringen oder ein Wirbel resp. eine Rippe 2 Zacken Ursprung geben.

Alle diese Verhältnisse illustrieren hinreichend die successive Umbildung des Muskels, die in ihren ersten Anfängen von derjenigen der bezüglichen Skeletelemente unabhängig ist resp. denselben vorauseilt.

Die Insertion des Muskels findet an der Innenfläche des hinteren Teiles der Scapula statt, ventral von der des M. rhomboides profundus, dorsal von der des M. serratus superficialis und distal von dem Ursprunge des M. subcapularis internus; in der Regel steht auch die von den beiden erstgenannten Muskeln eingenommene hintere Spitze der Scapula zu dem M. serratus profundus in keiner Beziehung. Am häufigsten inseriert der Muskel an der distalen Hälfte der Scapula (exkl. Ende) oder am 3. und 4. Fünftel oder am 4. und 5. Sechstel oder auch reichlich am mittleren Drittel oder 3. Viertel. Bei höherer Entfaltung kann er sich bis über das 2. Viertel (z. B. bei Plotus, Porphyrio, Ocydromus) oder 2. Fünftel (z. B. bei Apteryx, Eurystomus) oder 3. Sechstel (z. B. bei einigen Anseres, Podiceps, den Ardeidae, Aramus, Numida, Opisthocomus, Corythaix, Steatornis) nach vorn erstrecken. Bei minderer Entwickelung beschränkt sich die Insertion auf das 4. Fünftel (z. B.

Digitized by Google

bei Carpophaga, Prosthemadera) oder 4. Siebentel (z. B. bei Pterocles) oder 5. Siebentel (z. B. bei Phaethornis) etc.

Der Faserverlauf ist bei breiter Entfaltung des Muskels (insbesondere bei den Ratiten, Accipitres, Steganopodes) ein konvergenter, bei schmälerer Ausbildung (bei den meisten Carinaten) ein vorwiegend longitudinal nach hinten gehender. Gewisse Familien, z. B. die meisten Anseres, Colymbidae, Accipitres, Steganopodes und Macrochires, zeigen eine vorwiegend ascendente Faserrichtung; der Hauptteil des Muskels liegt hier ventral von der Scapula.

Der M. serratus profundus besteht zum ganz überwiegenden Teile aus muskulösen Elementen: Ursprung und Insertion sind in der Regel fleischig, und nur ausnahmsweise (z. B. bei Struthio und Casuarius) beginnen einzelne Zacken sehnig.

Die Stärke des Muskels ist meist eine ansehnlichere, als es den Anschein hat, solange die Scapula ihn deckt. Bei weggenommener Scapula erkennt man leicht, daß namentlich die vorderen, in der Regel nicht breiten, aber ziemlich langen Bündel meist ganz kräftig sind, während die hinteren wohl breiter, aber schwächer auftreten. Ein relativ recht ansehnlicher M. serratus profundus kommt unter den Carinaten den Colymbidae, Ardeidae, vielen Steganopodes, mehreren Fulicariae, Corythaix und den Cuculidae, ein kleinerer Chauna, Cygnus, Phoenicopterus, den Charadriidae, Crypturus, mehreren Galli, den Columbae, Bucorvus und Merops zu; die übrigen Vögel nehmen eine mittlere Stellung ein. Auch hier sind innerhalb der Gattungen mannigfache Variierungen zu konstatieren (insbesondere bei den Anseres). Bei mehreren Vögeln mit rückgebildeter Scapula (z. B. bei den Colymbidae, Ocydromus) zeigt der M. serratus profundus eine relativ recht ansehnliche Entwickelung: die Scapula ist hier in ihrem Reduktionsprozesse dem des thorako-scapularen Muskels vorausgeeilt.

Gewöhnlich erreicht der Muskel in seiner Mitte oder vor derselben das Maximum seiner Entfaltung und nimmt von da nach vorn und nach hinten allmählich an Stärke ab. Ausnahmsweise können sich aber auch in seinem mittleren Bereiche dünnere Stellen finden, z. B. bei Apteryx, wo die vorletzte Zacke schwächer ist als die letzte, bei Plotus, wo die beiden ersten Bündel stärker sind als das dritte, und das vierte wieder kräftiger ist als das dritte und fünfte, ferner bei Eurylaemus, wo die zweite Zacke des von 4 Metameren kommenden Muskels die geringste Entwickelung zeigt. In gewissen Fällen kann selbst das zweite Bündel ganz zum Schwunde kommen: der M. serratus profundus zerfällt dann in

Digitized by Google

eine vordere (vom viertletzten Halswirbel kommende) und eine hintere (vom vorletzten und letzten Halswirbel entspringende) Abteilung (Carbo, Podargus).

Innerviert durch einen oder einige Nn. serrati profundi, die bei den Carinaten sich einfacher verhalten als bei den Ratiten (cf. p. 333).

Der M. serratus profundus der Vögel ist ein Homologon des M. collo-thoraci-scapularis profundus (Levator scapulae et Serratus profundus) der Lacertilier, Rhynchocephalier und Krokodilier (vergl. Schultermuskeln, III, 1875, p. 706, 754 und 777, sowie IV, 1900, p. 405 f., 446 f., 467 f. und 501). Namentlich die Bildung bei Struthio und Casuarius läßt sich in ihrer oberflächlichen und tiefen Lage ganz speciell mit den gleichnamigen Schichten dieser Reptilien homologisieren. Der Muskel der Lacertilier zeigt etwa die gleiche, der der Krokodilier eine höhere Ausbildung im Vergleiche zu den genannten Ratiten. Die bei letzteren begonnene Rückbildung hat schließlich bei Rhea, Apteryx und den Carinaten zu einer noch größeren Vereinfachung geführt, indem hier die oberflächliche Lage ihre Selbständigkeit völlig verlor und nur die tiefere als gesonderter Muskel überblieb. Daraus resultieren recht differente Entwickelungsgänge bei Krokodiliern und Vögeln.

Bemerkenswert ist auch die veränderte Faserrichtung des Serratus profundus der Vögel gegenüber derjenigen des Muskels der Lacertilier. Diese Abweichung läßt sich unter der Annahme einer successiven Rückwärtswanderung der vorderen Extremität und durch die sekundäre Verlängerung der Vogelscapula leicht erklären; und zwar repräsentieren hierbei die Krokodilier mit ihrem mäßig verlängerten Halse und ihrem vorn ascendent, in der Mitte transversal und hinten descendent verlaufenden Serratus profundus eine mittlere Stufe zwischen den Lacertiliern und Rhynchocephaliern mit kürzerem Halse und descendentem Muskel und den Vögeln mit längerem Halse und ascendent bis longitudinal nach hinten gerichtetem Muskel.

Der Serratus profundus ist von einigen Autoren zu dem Rhomboides in Beziehung gebracht worden; die meisten haben ihn als Levator scapulae s. angularis bezeichnet. Die erstere Deutung wird durch das Verhalten von Casuarius und Apteryx unterstützt; doch wird man nur sagen können, daß hier der vorliegende Muskel auch Elemente eines Rhomboides profundus in nuce in sich enthält, wird ihn aber nicht schlechtweg als Rhomboides bezeichnen dürfen (vergl. übrigens auch Rhomboides profundus p. 385).

Digitized by Google

Eine speciellere Homologie mit dem Levator scapulae der menschlichen Anatomie wird durch die Lage des Muskels und die Identität mit dem gleichnamigen Muskel bei den Reptilien, wo neben demselben ein Levator scapulae superficialis existiert, verboten; eine ganz und gar allgemeine Verwandtschaft mit diesem Muskel — soweit beide zum System der Mm. thoracici superiores gehören und zum Teil vom Halse ausgehen — ist annehmbar.

6. Sterno-coracoideus (superficialis et profundus) (*stc, stc. spf, stc. prf*).

M. quintus: Steno.
Court claviculaire: Vicq d'Azyr.
Rückwärtszieher des Schlüsselbeines: Merrem.
Aeußerer Schlüsselbeinmuskel (Clavicularis externus): Wiedemann.
Schlüsselbeinmuskel, Subclavius, Sous-clavier: Tiedemann, Schöpss, Reid, d'Alton, Mayer, Stannius, Gurlt, Meursinge, Pfeiffer, Nitzsch, Giebel, Klemm, Magnus, Milne-Edwards, Humphry, Shufeldt.
Sog. Schlüsselbeinmuskel oder vielleicht richtiger kleiner vorderer Sägemuskel: Meckel.
Sterno-coracoïdien (St.-cor. externe et interne, partie superficielle et profonde), Sterno-coracoideus (superficialis et profundus), Sterno-coracoid: L'Herminier, Alix, Gervais et Alix, Sabatier, Fürbringer, Filhol, Gadow, Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1898), Buri.
Dentelé antérieur, Serratus anticus minor: Cuvier-Duméril, Owen (Apteryx).
Costo-coracoideus s. Serratus anticus minor s. Pectoralis minor: Retzius.
Portion of the Pectoralis minor, Portion du petit pectoral: Owen (or Subclavius), Sabatier.
Pectoralis minor oder M. proprius (Coraco-sternalis) der Vögel: Rüdinger.
Homologon des External and internal intercostal of anterior intercostal space: Rolleston.
Coraco-sternalis: Selenka, de Man, Strasser.
Coraco-sternalis externus et internus: Young.
Depressor coracoideus: Perrin.
Sterno-costo-coracoideus: Alix (Aquila).
Sterno-coracoideus (Costo-coracoideus und Sterno-coracoideus): Shufeldt.

Der M. sterno-coracoideus (genauer bezeichnet: M. sterno-coracoideus internus) ist ein wenig ansehnlicher Muskel, der von

Digitized by Google

der vorderen lateralen Ecke des Brustbeines (Impressio sterno-coracoidea und Proc. lateralis anterior), sowie oft von einer wechselnden Zahl von Sternocostalien entspringt und mit longitudinal bis ascendent (von hinten und lateral nach vorn und medial) verlaufenden Fasern an den hinteren Bereich des lateralen Randes und der Innenfläche des Coracoids geht. Den Macrochires fehlt er (Fürbringer, Buri).

Er liegt zum größeren oder kleineren Teile versteckt unter dem hinteren Ende des Coracoids und wird außerdem meist noch von dem Lig. sterno-coracoideum laterale (Membrana sterno-coracoidea) und dem M. coraco-brachialis posterior (pectoralis III) von außen gedeckt; bei geringerer Entfaltung und mehr lateraler Lage dieses letzteren Muskels (z. B. bei Ratiten) legt sich auch der M. pectoralis thoracicus direkt auf ihn. Zugleich hilft der M. sterno-coracoideus mit seiner Innenfläche die Brusthöhle begrenzen, wird aber hier nicht selten von dem Lig. sterno-coracoideum internum bedeckt. Sein Insertionsteil liegt in der Nachbarschaft der Mm. coraco-brachialis posterior und subcoracoideus, berührt dieselben oft und kann selbst mit ihnen zusammenhängen. Hier und da (besonders deutlich unter anderem bei Tadorna) bietet er auch nähere Beziehungen zu dem Lig. sterno-coraco-scapulare internum dar (s. sub M. anconaeus coracoideus). Bei hoher Pneumaticität (besonders bei Ciconiidae, Steganopodes, Gruidae etc.) wird er von den ihn deckenden Teilen durch Luftsäcke abgegrenzt; diese Luftsäcke können sich selbst in seine Masse erstrecken und zu einer recht scharfen Sonderung derselben in zwei Lagen beitragen.

Der M. sterno-coracoideus internus zeigt hinsichtlich seiner Differenzierung als einheitliche oder in Partien gesonderte Bildung einen großen Wechsel. Bei zahlreichen Vögeln (insbesondere bei Struthio, Rhea, Chauna, den meisten Steganopodes, Spheniscus, den Alcidae, Opisthocomus, Buceros, den meisten Pico-Passeres, Colius, den Alcedinidae, Buceros) bildet er einen vollkommen einheitlichen Muskel bei gleichmäßigem Faserverlaufe. Bei anderen (z. B. bei Phoenicopterus, den meisten Pelargo-Herodii und Accipitres, Hemipodius, Crypturus, vielen Galli, vielen Passeres, Merops etc.) ist er ebenfalls noch ein Muskel, der aber in seiner oberflächlichen Partie mehr longitudinal, in seiner tiefen mehr ascendent gerichtete Fasern enthält und damit die Tendenz zur Ausbildung von zwei verschiedenfaserigen Abteilungen darbietet. Bei den übrigen Vögeln existieren zwei Abteilungen resp. Muskeln, ein etwas kleinerer oberfläch-

licher M. sterno-coracoideus superficialis (*stc.spf*) mit vorwiegend longitudinalem und ein etwas größerer tiefer M. sterno-coracoideus profundus (*stc.prf*) mit vorwiegend ascendentem Faserverlaufe; beide können noch partiell zusammenhängen (z. B. bei Cygnus, Botaurus, mehreren Charadriidae und Fulicariae, Argus, Crax, Scotornis, einigen Passeres, den Striges) und bieten von da alle möglichen Uebergänge bis zu einer vollkommenen Scheidung dar, die z. B. bei Casuarius, Colymbus, Puffinus, den Laridae, Otis, den Grues etc. beobachtet wird; bei Geranus legt sich ein Luftsack zwischen beide.

Die Fälle, wo der Muskel einheitlich auftritt, sind übrigens verschieden zu beurteilen: bei den meisten Vögeln handelt es sich um den Indifferenzzustand eines noch ungetrennten Muskels; bei einigen anderen (vermutlich bei Struthio, Rhea, Chauna, Pandion) scheint lediglich oder hauptsächlich ein M. sterno-coracoideus profundus zu existieren, während der M. sterno-coracoideus superficialis entweder ganz in Rückbildung getreten ist oder sich mit unbedeutenden Rudimenten dem tiefen Muskel angeschlossen hat.

Der Ursprung des Muskels beginnt von der Impressio sterno-coracoidea des Sternums und deren medialem und mitunter distalem Rande (Linea sterno-coracoidea), sowie von dem Proc. lateralis anterior (s. praecostalis s. sterno-coracoideus), und kann von da aus bald auf die benachbarten Sternocostalleisten, bald auf das Labium internum des Sulcus coracoideus sterni übergreifen. Wenn 2 gesonderte Mm. sterno-coracoidei vorhanden sind, so entspringt der oberflächliche hauptsächlich von der Linea sterno-coracoidea, dem Rande der Impressio und den Sterno-costalien, der tiefe vorzugsweise von der Fläche der Impressio und dem Labium internum sulci coracoidei. Bei den Ratiten, wo die Impressio wenig ausgeprägt, der Proc. lateralis anterior dagegen sehr entfaltet ist, existieren etwas abweichende Verhältnisse (s. die specielle Beschreibung in den Untersuch. zur Morph. u. Syst. der Vögel, 1888, p. 406 f.). — Einen auf das Sternum beschränkten Ursprung bieten die Ratiten, Chauna, Ciconia, die Steganopodes, die meisten Galli und Columbae, Buceros, die Capitonidae, Atrichia, Hylactes etc. dar. Bei Threskiornis, Pandion, Psophia, Crypturus, Ceriornis, einzelnen Passeres, Podargus etc. beginnt derselbe vom Sternum und den äußersten sternalen Enden resp. den Gelenkbändern der Sternocostalien. Bei den meisten Vögeln erstreckt sich der Ursprung außer auf das Sternum noch in größerer Ausdehnung auf die Sternocostalien; in der Regel sind es die sternalen,

Digitized by Google

selten (z. B. bei Rallus) die lateralen Abschnitte derselben. Bei den Ardeidae, Alcidae, Hemipodius, Crax, Didunculus, den meisten Psittaci greift der Muskel nur auf das 1. Sternocostale, — bei den meisten Anseres, Podiceps, Phoenicopterus, Platalea, Threskiornis, Eurypyga, Geranus, Psophia, Otis, den meisten Limicolae, mehreren Fulicariae, Opisthocomus, Pterocles, Chrysotis, Momotus, Pelargopsis auf die 2 ersten, — bei Podiceps, Puffinus, den Laridae, Chunga, Ocydromus, Phoenicophaes, Harpactes, einigen Passeres, Upupa, Steatornis, Podargus auf die 3 ersten, — bei Corythaix, Zanclostomus, Indicator, Rhamphastus, einigen Passeres, Galbula, Merops auf 4, — bei den meisten Accipitres und Striges auf 5 Sternocostalien über. Allein (natürlich abgesehen von dem sternalen Ursprunge) von dem 2. Sternocostale beginnt der Muskel bei Cathartes, Chionis, Aramus, Dicrurus, Dacelo, von dem 2. und 3. bei Gallinula, Megacephalon, vom dem 2. bis 4. bei Colymbus, Scotornis, Meiglyptes, von dem 2. bis 5. bei einigen Picidae, von dem 3. bis 5. bei Aquila. Da, wo die sterno-costalen Ursprünge unbedeutend sind oder ganz fehlen, liegen recht oft Reduktionszustände aus weiter entfalteten Ursprüngen vor; namentlich kommt dies bei den Accipitres zur Beobachtung. In den Fällen, wo der Muskel kleiner und kleiner wird, beschränkt er sich mehr und mehr auf das Centrum der Impressio sterno-coracoidea (z. B. bei Chauna, Ciconia, Colius [?]), während der M. coraco-brachialis posterior (pectoralis III) sich über die von dem M. sterno-coracoideus aufgegebenen Randbereiche ausdehnt; bei den Macrochires, wo der M. sterno-coracoideus vollkommen geschwunden ist, entspringt der M. coraco-brachialis posterior unter anderem von der ganzen Impressio. — Bemerkenswert ist der Wechsel der Ausdehnung des Ursprunges innerhalb gewisser Familien (z. B. Accipitres, Fulicariae, Galli).

Die Insertion geschieht, soweit der M. sterno-coracoideus superficialis in Frage kommt, an dem lateralen Rande des hinteren Teiles des Coracoids und namentlich des Proc. lateralis desselben, mitunter (z. B. bei Corythaix, Upupa, Merops etc.) auch an der Membrana paracoracoidea; der M. sterno-coracoideus profundus inseriert an der Impressio sterno-coracoidea der Innenfläche des Coracoids und kann von da auch auf die Membrana coraco-clavicularis übergreifen. Ist der Muskel einheitlich, so inseriert er mehr gleichmäßig an Innenfläche und Lateralrand des Coracoids. — Der Grad der Ausdehnung der Insertion ist ein sehr wechselnder. Bei mehr einheitlichem M. sterno-coracoideus wurden als Extreme

Digitized by Google

das distale $^1/_7$ und die distale $^1/_2$ des Coracoids gefunden; und zwar boten eine relativ geringe Ausdehnung namentlich Opisthocomus ($^1/_7$), Pelecanus ($^1/_5$), Fregata und Ciconia ($^2/_9$); eine größere ($^3/_7$—$^4/_7$) die Ardeidae, Carbo, Spheniscus, Chionis, die meisten Phasianidae und Tetraonidae, mehrere Pici (insbesondere die Capitonidae), Atrichia, einige Passeres und die Alcedinidae dar; die meisten Vögel nehmen das hintere $^1/_3$—$^2/_5$ ein. Bei deutlich getrennten Mm. sterno-coracoidei erstreckt sich der M. st.-cor. profundus in der Regel weiter nach vorn als der M. st.-cor. superficialis. Für den letzteren wurden als Minimum und Maximum $^1/_7$ (Cygnus) und $^1/_2$ (Puffinus), für den ersteren $^1/_5$ (Psophia, Scotornis) und $^4/_7$ (Colymbidae) gefunden. Ein besonders großer Wechsel in der Ausdehnung kennzeichnet die Limicolae und Galli. Uebrigens ist zur richtigen Beurteilung aller dieser Variierungen die sehr wechselnde Länge des Coracoids (vergl. Tabelle V meiner Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, p. 746, 747) mit in Rechnung zu ziehen: ein relativ kurzer Muskel kann sich über einen sehr ansehnlichen Abschnitt des Coracoids erstrecken, wenn dieses sehr kurz ist, und umgekehrt kann ein ziemlich langer Muskel sich auf einen relativ kleinen Abschnitt eines sehr langen Coracoids beschränken.

Die Faserrichtung des M. sterno-coracoideus ist, wie bereits oben angedeutet, in der Hauptsache eine ascendente bis ascendent-longitudinale; namentlich bei dem M. st.-cor. superficialis wiegt der longitudinale Verlauf vor. Bei Rhea zeigt sich eine transversal-ascendente Richtung.

In der Verteilung der muskulösen und sehnigen Gewebselemente bilden die ersteren die Hauptsache. Doch findet sich der Muskel bei mehreren Vögeln (namentlich bei Cygnus, Ciconia, mehreren Accipitres, Spheniscus, Opisthocomus) recht reichlich mit Sehnenfasern untermischt; zum Teil sind diese Fälle durch eine ziemlich innige Vereinigung von Brustbein und Brustgürtel gekennzeichnet. Besonders bei den verschiedenen Gattungen der Accipitres befindet sich eine bemerkenswerte successive Rückbildung der von den Sternocostalien kommenden muskulösen Elemente mit Eintreten sehniger Faserungen an Stelle der fleischigen. Schließlich kann auf diese Weise der größte Teil, wenn nicht der ganze M. st.-cor. superficialis zum Schwunde kommen (s. oben p. 412, 413).

Die Größe des Muskels ist niemals eine bedeutende. Ein relativ ansehnlicher M. sterno-coracoideus wurde bei den Anatinae

Digitized by Google

s. str., den Colymbidae, den meisten Falconidae, Carbo, Plotus, den Laridae, Hemipodius, den Pico-Passeres, Trogones, Halcyoniformes, Todi und vielen Striges, ein relativ kleiner bis sehr kleiner bei Struthio, Rhea, Ciconia, Cathartes, Spheniscus, Parra, den meisten Fulicariae, Aramus, Psophia, Opisthocomus und Colius gefunden. Die meisten Vögel behaupten Mittelwerte. — Eine völlige Reduktion ist bei den Macrochires eingetreten. Wie bereits oben angegeben, greift dabei der M. coraco-brachialis posterior (pectoralis III) auf die von dem M. sterno-coracoideus aufgegebenen Ursprungsstellen über. — Auch hinsichtlich der Größe sind außerordentliche Variierungen innerhalb der Familien zu konstatieren.

Ein noch weiter gehender Zerfall des Muskels kam nur ausnahmsweise bei Apteryx zur Beobachtung, wo der M. sterno-coracoideus profundus die Tendenz zu einer weiteren Scheidung zeigte.

Innerviert durch den N. sterno-coracoideus, der bei einheitlichem Muskel meist als einfacher Ast, bei einer Sonderung desselben in die oberflächliche und tiefere Partie mit zwei Zweigen nach dem Muskel geht und vor resp. während des Eintrittes in denselben in weitere Zweigchen zerfällt.

Der M. sterno-coracoideus der Vögel ist ein Homologon des M. sterno-coracoideus internus, wie er sich bei niederen Lacertiliern (Geckonidae) findet (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 709; IV, 1900, p. 407). Doch zeigen die Muskeln beider Abteilungen bereits eine abweichende Differenzierungseinrichtung, die sich namentlich darin ausspricht, daß der Muskel der Lacertilier sich mit seiner tiefen Partie weit an der Innenfläche des Sternums ausbreitet, während der der Vögel sich mehr auf den vorderen lateralen Rand des Brustbeines beschränkt und sogar auf dessen Außenfläche — Impressio sterno-coracoidea — überzugreifen scheint.

Die Mm. sterno-coracoidei superficialis und profundus repräsentieren Abteilungen dieses Muskels, die infolge einer den Vögeln eigentümlichen höheren Differenzierung entstanden sind, und können mit den Mm. sterno-coracoidei interni superficialis und profundus der höheren Lacertilier und Rhynchocephalier nicht direkt homologisiert werden; letztere drücken eine besondere, von der bei den Vögeln ganz abweichende, Differenzierungsrichtung der genannten Reptilienabteilung aus. Wahrscheinlich sind es vorwiegend Elemente des Sterno-coracoideus internus superficialis der primitivsten Reptilien, welche dem gesamten Sterno-coracoideus internus der Vögel

mit seinen beiden Abteilungen (superficialis und profundus) Ausgang geben.

Von den Muskeln der menschlichen Anatomie kann nur der M. subclavius zu dem M. sterno-coracoideus der Vögel und Reptilien in genetischen Verband gebracht werden. Diese Homologie ist durchaus keine specielle, insofern die Insertionen beider Muskeln sehr von einander abweichen; die ähnliche Innervation indessen, die relative tiefe Lage beider Muskeln, die mannigfachen atavistischen Aberrationen des menschlichen Subclavius auf Proc. coracoides und den benachbarten Teil der Scapula, endlich die Beziehungen des M. subclavius der höheren Säuger zu dem M. sterno-coracoideus der Monotremen, der wieder seinerseits der gleichnamigen Bildung bei den Reptilien entspricht, — alles dies gewährt dieser allgemeinen Vergleichung einen gewissen Untergrund [1]).

Der M. sterno-coracoideus der Vögel ist übrigens schon von den frühesten Autoren (Vicq d'Azyr, Tiedemann etc.) mit dem M. subclavius des Menschen parallelisiert worden, jedoch ohne wirkliche Begründung, sondern lediglich zufolge der von ihnen angenommenen irrtümlichen Homologisierung der menschlichen Clavicula mit dem Coracoid der Vögel. Auch neuere Autoren (z. B. Milne-Edwards, Magnus, Humphry etc.), bei denen über die richtige Deutung der Knochen kein Zweifel besteht, haben ohne weitere Bemerkungen diesen Vergleich festgehalten. Letzteren schließe ich mich also mit dem gemachten Vorhalte an. — Zahlreiche andere Autoren (unter Anderen Cuvier, Meckel, Retzius, Rüdinger, Alix, Sabatier etc.) haben in dem Muskel ein komplettes oder inkomplettes Homologon des M. pectoralis minor des Menschen erblickt, eine Deutung, welcher ich nicht folgen kann, da für mich das wirkliche Homologon des menschlichen Pectoralis minor in dem M. pectoralis (thoracicus) der Vögel enthalten ist (s. bei diesem). Hinsichtlich der betreffenden Homologie verfahren übrigens Rüdinger und Sabatier mit großer Vorsicht, indem sie einen direkten Vergleich mit dem Pectoralis minor ausschließen (M. proprius der Vögel: Rüdinger; Homologon der den höheren Säugern fehlenden Partie des Pectoralis minor: Sabatier). Selenka bringt den M. sterno-coracoideus (= coraco-

1) Nochmals möchte ich hervorheben, daß die Homologie zwischen Sterno-coracoideus der Sauropsiden und Monotremen und Subclavius der höheren Mammalia eine nur ganz allgemeine und inkomplette ist. Für den Vergleich mit letzterem Muskel scheint vielleicht direkter der Sternocosto-scapularis der Reptilien in Frage zu kommen (vergl. auch Schultermuskeln, IV, 1900, p. 413).

sternalis S.) in Zusammenhang mit dem M. subcoracoideus (= coracobrachialis superior S.) und sucht diese Anschauung damit zu begründen, daß beide Muskeln durch denselben Nerven versorgt würden und beinahe immer Faserzüge miteinander austauschten. Bei den von mir untersuchten Vögeln konnte ich die behauptete Innervation nicht finden und kann auch in dem allerdings mitunter zu beobachtenden partiellen Zusammenhange beider benachbarter Muskeln nur eine ganz sekundäre Erscheinung erblicken. L'Herminier und in gewissem Sinne auch Rüdinger vermissen ein Homologon in der menschlichen Anatomie; Ersterer betont die gleichen Funktionen beider Muskeln, findet aber das Homologon des Subclavius der Säugetiere in der Membrana coraco-clavicularis, eine Ansicht, die ich natürlich, was die letzterwähnte Vergleichung anlangt, nicht teilen kann. Noch andere Autoren (Rolleston, Magnus etc.) bringen den Muskel mit den Mm. intercostales resp. dem M. triangularis sterni in Zusammenhang. Mit der nötigen Reserve — der Vergleich muß bis zu den Amphibien und noch tiefer stehenden Anamniern geführt werden — kann man allerdings eine Art Homodynamie mit den Mm. intercostales annehmen, nicht aber eine Homologie (vergl. auch Schultermuskeln, IV, 1900, p. 410). Perrin vereinigt den Muskel mit der Pars anterior des M. serratus superficialis (= Costo-scapularis P.) zu einem Muskel, dessen coracoidale Abteilung (Depressor coracoideus P.) er vorstelle. Dieser physiologisch ganz berechtigten Zusammenfassung fehlt jede morphologische Grundlage.

7. M. pectoralis (*p*).

Der M. pectoralis zeigt bei den Carinaten eine Differenzierung in 2 sehr ungleichwertige Muskeln, die aber im ganzen die gleiche Insertion haben. Der eine, M. pectoralis thoracicus (*p*, *p.th*), entspringt vom Brustbereiche (Sternum, Clavicula und Annexe) und repräsentiert in der Regel den mächtigsten Flügelmuskel, der andere, M. pectoralis abdominalis (*p. a*, *p. abd*), beginnt vom Bauche resp. vom Becken und bildet ein ziemlich zartes, der Haut resp. Unterflur eng angeschlossenes Muskelband. Außerdem bietet der M. pectoralis thoracicus in seinem vorderen Bereiche eine nach dem Propatagium gehende Aberration, M. pectoralis propatagialis (*p. pt*), dar.

Bei der Sammelgruppe der Ratiten wird diese Aberration infolge der Rückbildung des Flugvermögens vollkommen vermißt, und

Digitized by Google

ebenso ist der M. pectoralis abdominalis nur bei einem Vertreter derselben (Apteryx) nachweisbar. Der M. pectoralis thoracicus bildet danach hier in der Regel den einzigen, auch stark reduzierten Repräsentanten des Pectoral-Systemes.

a) Pectoralis thoracicus (pectoralis s. str. s. pectoralis I) (*p, p. th*).

M. primus alam movens: V. Coiter, Aldrovandi.
Depressor alae: Borelli.
Grand pectoral, Großer Brustmuskel, Pectoralis major, Pectoralis magnus, Great pectoral, Large pectoral: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Merrem, Cuvier, Tiedemann, Heusinger, Carus, Meckel, L'Herminier, Schöpss, Lauth, Reid, d'Alton, Mayer, Owen, Wagner, Prechtl, Stannius, Gurlt, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Klemm, Weitzel, Magnus, Milne-Edwards, Rüdinger, Huxley, de Man, Garrod, Alix, Gadow, Ulrich, Gervais et Alix, Jullien, Haswell, Watson, Weldon, Filhol, Ch. L. Edwards, Shufeldt, Smith, T. J. Parker, Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1896).
Sterno-huméral: L'Herminier.
First or great pectoralis, P. major s. primus: Owen, Magnus, Forbes.
Pectoralis (major et minor): Haughton, Rolleston, Selenka, Strasser, Gadow, Fürbringer (1879), Legal und Reichel.
Adductor humeri: Haughton.
Pectoralis maximus: Coues.
Great pectoral or Principal rotator of humerus: Young.
Pectoralis magnus s. superficialis: Perrin.
Great pectoral or Flexor pectoral: Garrod (1876).
Pectoralis I: Beddard (1884, 1897).
Pectoralis thoracicus: Fürbringer (1885, 1888), Buri.
Pars thoracica m. pectoralis: Gadow, Newton-Gadow.
Thoracic part of the Pectoralis I: Beddard (1898).

Der M. pectoralis thoracicus repräsentiert bei der überwiegenden Zahl der Carinaten den ansehnlichsten Muskel des Flügels und überhaupt des ganzen Körpers; bei den Ratiten hat er sich zu einer ziemlich unansehnlichen Lage rückgebildet.

Er erstreckt sich bei den Carinaten über den ganzen Bereich des Brustbeines (mitunter exkl. das Planum postpectorale) und des ventralen Brustgürtels, beginnt von dem Sternum, der Membrana sterno-coraco-clavicularis und Clavicula, in vielen Fällen sich noch weiter auf die benachbarten Fascien ausbreitend, und inseriert an der Crista lateralis des Oberarmes. Hierbei liegt er zum größten Teile direkt unter der Haut, indem nur mitunter die

distalen Ausläufer des M. cucullaris (s. p. 366) über seinen vorderen Bereich, sowie der M. pectoralis abdominalis über seinen lateralen Rand partiell hinwegziehen; von dem vorderen Teile seiner Oberfläche geht der M. pectoralis propatagialis aus. Bei mehreren Vögeln liegt ihm auch vorn der Kropf auf. Andererseits deckt er, in sehr verschiedener Weise, die Mm. supracoracoideus, coraco-brachialis anterior und posterior, biceps, subcoracoideus und obliquus abdominis externus, sowie recht oft die Endsehne des M. pectoralis abdominis, wobei er recht häufig mit dieser, sowie mit der Ursprungssehne des M. biceps und der Fascie und Aponeurose des M. obliquus externus verwachsen ist. Namentlich letztere hat er zu einer ansehnlichen Ursprungsfascie (parasternale Fascie, parasternale Membran) ausgebildet. Ebenso kann er auch bei geringgradig pneumatischen Vögeln zum Teil von der Fascie des M. supracoracoideus entspringen, während bei mehr entwickelter Pneumaticität beide Muskeln durch ansehnliche Luftsäcke gesondert sind. Medial wird der M. pectoralis thoracicus durch die Crista sterni, mitunter auch durch ein bindegewebiges medianes Septum (Linea alba) von dem Muskel der Gegenseite geschieden; vorn grenzt er an die Mm. cucullaris, sterno-hyoideus resp. cleidohyoideus etc., proximo-lateral an den M. deltoides propatagialis resp. delt. major an; an seinem lateralen Rande finden sich nahe der Insertion bei einigen Vögeln (Crypturus, Galli, Pterocles) eigentümliche, doch minder direkte Beziehungen zu der Sehne des M. anconaeus coracoideus (s. d.). — Bei den Ratiten existieren hinsichtlich der Lage einfachere Verhältnisse, indem hier der Muskel sich von seinem ganzen Ursprungsrande her verkürzt hat und hauptsächlich nur von einem kleineren Teile des Sternums (nebst der angrenzenden parasternalen Fascie) und des Coracoids entspringt; insbesondere bleibt er von der Mittellinie des Körpers und damit von seinem Partner auf der anderen Seite mehr oder minder weit entfernt.

Der Ursprung des Muskels ist bei der höchsten Entfaltung bei den Carinaten ein sehr ausgebreiteter; er beginnt von der Außenfläche des Sternums und der lateral daran anschließenden parasternalen Fascie, von der Seitenfläche der Crista sterni und der lateral von deren ventralem Rande befindlichen paralophalen Fascie, von dem Lig. cristo-claviculare, der subcoracoidalen Clavicula und dem angrenzenden Teile der Membrana coraco-clavicularis und endlich von der Fascie des M. supracoracoideus. Nicht immer sind alle diese Ursprünge zusammen ausgebildet. Der

Digitized by Google

Ursprung von der Außenfläche des Sternums beschränkt sich immer auf den lateralen und hinteren (meist xiphosternalen) Bereich derselben; er wird vorn und medial von dem des M. supracoracoideus, oft auch von Luftsäcken begrenzt, lateral geht er in den parasternalen Bereich über, hinten fällt er entweder mit dem Hinterrande des Sternums zusammen oder wird durch das direkt unter der Haut liegende Planum postpectorale von demselben abgegrenzt. Je nach der Entfaltung dieser drei Instanzen sind bei den verschiedenen Vögeln die größten Variierungen zu beobachten. Ziemlich weit nach vorn bis zur Mitte des Brustbeines resp. über dieselbe hinaus erstreckt er sich z. B. bei Chunga, Phoenicopterus, vielen Accipitres, Pelecanus, Puffinus, Spheniscus, den Alcidae, Larus, Otis, Geranus, Crypturus, den Galli, Corythaix, Galbula, Harpactes, Steatornis etc.; er beschränkt sich hingegen auf das letzte $^1/_6$—$^1/_4$ bei den Ardeidae, Fregata, Psittaci, einigen Pici und Passeres, den Todi etc., auf den hinteren Rand und die hintere laterale Ecke bei den Macrochires, insbesondere bei Phaethornis. Vom hinteren Rande mehr oder weniger weit durch das Planum postpectorale getrennt findet er sich namentlich bei Chauna, vielen Anseres (vor allem Cygnus), Colymbus, mehreren großen Accipitres, den Steganopodes etc.; namentlich bei Cygnus ferus und Pelecanus erstreckt sich das Planum postpectorale in der Mittellinie über das hintere $^1/_3$—$^1/_2$ des Sternums. Bei den meisten Vögeln geht der Muskel bis zum Hinterrande. Letzteres Verhalten ist als das ursprüngliche aufzufassen, die Entstehung des Planum postpectorale als eine sekundäre mit einer partiellen Rückbildung des Muskels Hand in Hand gehende Erscheinung. Bei sehr durchbrochenem Sternum (Crypturi, Galli, Columbae, zahlreiche Coracornithes etc.) verteilt sich der Ursprung in besonderer Weise auf die Trabeculae und Membranae intertrabeculares (s. p. 315). Bei einem Xiphosternum biincisum (p. 316) geht der Muskel in der Regel von der Trabecula lateralis und dem lateralen Bereiche der Membrana lateralis aus (z. B. bei Crypturus), bei einem X. quadrincisum von der Trab. lateralis und intermedia, der zwischen beiden liegenden Membr. lateralis und dem lateralen Rande der Membr. intermedia (z. B. bei den meisten Galliformes und Columbiformes), und mitunter (z. B. bei Gallophasis, Talegalla, Megacephalon, den Cracidae, Carpophaga, Hylactes) erstreckt er sich medialwärts noch ganz über die ganze Membr. intermedia und den lateralen Rand der Trab. mediana. Der Ursprung von der parasternalen Fascie gewinnt nament-

Digitized by Google

lich bei den Vögeln mit relativ nicht breitem Sternum, aber sehr breitem Muskel (namentlich bei den Herodii, Crypturus, Galbula, Macrochires, mehreren Pici und Passeres, Meropes, Bucerotes etc.) eine beträchtliche Ausbreitung, fehlt aber auch in schwächerer Ausbildung nur wenigen. Er ist dadurch zustande gekommen, daß der Muskel sekundär auf die Fascie resp. Aponeurose des äußeren schiefen Bauchmuskels übergriff und dieselbe als Ursprungsfläche benutzte, wodurch sie sich verstärkte und sogar in gewissen Fällen zu einer besonderen, dem Sternum innig angeschlossenen und die Sternalrippen deckenden Membran [1]), Membrana parasternalis, sich ausbildete. Die Seitenfläche der Crista sterni bietet in ihrem marginalen ventralen Bereiche dem M. pectoralis Ursprungsfläche dar; stets umrahmt dieser Ursprung denjenigen des M. supracoracoideus, von demselben durch die Linea interpectoralis abgegrenzt. Je nach der größeren oder geringeren Länge und Höhe der Crista und je nach der geringeren oder größeren Entfaltung des M. supracoracoideus ist die Ursprungsfläche des M. pectoralis eine mehr oder minder ausgedehnte und danach auch in der Regel leicht am Skelete abzulesen. Bei relativ kurzem und schwachem M. supracoracoideus bildet der hintere Teil der Crista mit seiner ganzen Seitenfläche die Ursprungsstelle für den M. pectoralis (z. B. bei Chauna, Cygnus, Colymbus, vielen Accipitres, mehreren Steganopodes, Chunga, den Musophagidae, Bucerotidae, Coraciiformes inkl. Striges), bei langem und mächtig entfaltetem M. supracoracoideus beschränkt sich hingegen die Ursprungsfläche des M. pectoralis auf den marginalen Saum der Crista (z. B. bei Spheniscus, den Alcidae, Crypturus, vielen Galli); namentlich Crypturus kennzeichnet ein sehr schmaler Ursprung von der Crista, der indessen hier für die Dicke des Muskels keinen reinen Maßstab giebt, indem derselbe außer von der Crista noch von einem vom ventralen Rande der Crista sich erhebenden medianen Bindegewebsseptum, das den rechten und linken Muskel scheidet, entspringt. Wie die Crista sterni selbst ein Produkt der von ihr ausgehenden Muskeln ist, so repräsentiert auch dieses Septum eine membranöse Crista, die von den Mm. pectorales beider Seiten aus dem intermuskularen Bindegewebe gebildet, aber

1) Von mehreren Autoren, unter den Neueren auch von Beddard und Mitchell, wird dementsprechend auch ein Ursprung von den Sternalrippen (z. B. bei Podica und Chauna) angegeben. Wenn die oben genannte Membran mit den Sternalrippen fest verwachsen ist, steht dieser Angabe nichts im Wege.

Digitized by Google

als ziemlich junge Bildung noch nicht in den älteren skeletogenen Prozeß des Sternums einbezogen wurde. Dieses Mißverhältnis zwischen Muskel- und Crista-Entwickelung führt bei sehr vielen Vögeln zu einer anderen Vorrichtung, indem seitlich längs der Crista die den M. pectoralis deckende Fascie zu einer mehr oder minder kräftigen Ursprungsfascie für die oberflächlichsten Muskelfasern ausgebildet wird (*p. th.* ×); sie mag paralophale Fascie heißen. Dieser paralophale Ursprung des Muskels wurde vermißt oder unbedeutend gefunden unter anderen bei Sula, Pelecanus, Crypturus, den meisten Galli, Corythaix, Colius etc., dagegen war er recht breit entwickelt bei Cygnus, Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, Carbo, den meisten Charadriidae, Geranus, zahlreichen Passeres, Macrochires, Harpactes, Halcyoninae, Coraciidae etc.; die anderen Vögel standen in äußerst variabler Weise in der Mitte. Wie die oberflächliche, wird auch die tiefe Fascie des M. pectoralis, soweit derselbe den M. supracoracoideus deckt, oft zur Ursprungsstelle; dies ist namentlich da der Fall, wo der Muskel kräftig und zugleich durch Luftsäcke von dem M. supracoracoideus getrennt ist. Bei geringerer Pneumaticität sind dagegen beide Muskeln verwachsen, und die beiden gemeinsame intermuskuläre Fascie (in der Folge schlechtweg als Fascie des M. supracoracoideus bezeichnet) dient als Ursprungsfläche, so unter anderen namentlich bei Spheniscus, den Alcidae, Chunga, Crypturus, den Galli, Pterocles, Opisthocomus etc. — Weiterhin erstreckt sich der Ursprung nach vorn über die Clavicula und die dieselbe mit dem Coracoid und Sternum verbindende Membrana sterno-coraco-clavicularis mit ihren beiden Teilen, dem Lig. cristo-claviculare und der Membrana coraco-clavicularis. Von der Clavicula gewährt stets die coraco-pectorale Fläche des subcoracoidalen Abschnittes dem M. pectoralis Ursprung; bei stärkerer Entfaltung kann der Muskel auf den äußeren Rand derselben und selbst weiter übergreifen. Mit der mächtigeren oder geringeren Ausbildung des betreffenden Abschnittes des M. pectoralis korrespondiert einigermaßen die Entwickelung der Clavicula: bei Chauna, den Pelargi, Accipitres und Steganopodes etc. ist die Clavicula und der claviculare Teil des Muskels sehr ansehnlich; bei Ocydromus, einzelnen Psittaci, den Capitonidae, Atrichia, Athene etc. wird der claviculare Ursprung zum Teil durch einen solchen von dem Lig. claviculare ersetzt. Bei besonders breiter Entfaltung des Muskels (z. B. bei den Todi) kann der Ursprung lateral selbst bis zu dem Lig. acrocoraco-claviculare übergreifen.

Digitized by Google

Der Proc. interclavicularis (posterior und dorsalis) der Clavicula dient bei guter Entwickelung meist mit dem ventralen Bereiche seiner Seitenfläche dem M. pectoralis als Ursprungsstelle, bei schmälerer Ausbildung (z. B. bei Meleagris, Opisthocomus etc.) liegt er lediglich im Bereiche des M. supracoracoideus. Die Ausbreitung des Ursprunges auf die Außenfläche der Membrana coraco-clavicularis ist eine sehr wechselnde; meist kommt nur der claviculare Saum derselben in Frage. Gar nicht oder nur mit ganz wenig Fasern entspringt der M. pectoralis von ihr z. B. bei Chauna, den meisten Anseres, Ciconia, Pelecanus, Fregata, den Fulicariae, Meleagris, Opisthocomus, den Columbiformes und Psittaci, in ziemlich ansehnlicher Breite dagegen z. B. bei Cygnus (ferus), Podiceps, Phoenicopterus, Carbo, Puffinus, Parra, Capito, vielen Picidae, Alcedo, den Todi und Striges etc. Der Muskel kann hierbei an den auch von der Membran beginnenden M. supracoracoideus bald direkt angrenzen, bald durch einen verschieden breiten Zwischenraum von ihm geschieden sein. Der Ursprung von dem Lig. cristo-claviculare (*p. th.* ><) ist einem außerordentlichen Wechsel unterworfen. Da, wo die Clavicula die Crista sterni berührt resp. mit ihr verwachsen ist, fehlt er natürlich (Ciconia, Steganopodes, Fulmarus, Grus etc. etc.). Dagegen kann er bei größerer Entfernung der Clavicula von der Crista recht ansehnliche Dimensionen gewinnen (z. B. bei den meisten Anseres [inkl. Cygnus atratus], Catharista, Spheniscus, Parra, Crypturus, den meisten Galli, Opisthocomus, Pterocles etc. etc.); das Lig. cri.-cl. bildet dann in proximaler Verlängerung der Crista ein medianes Septum (Raphe) zwischen den Muskeln beider Seiten. Andererseits divergiert, je nach der Breitenentfaltung und der größeren oder geringeren Annäherung der Clavicula an die Crista, das genannte Lig. von seinem hinteren unpaaren Beginne aus nach vorn in paarige Schenkel (Phoenicopterus, Meleagris, Talegalla, Merops, Podargus, Eurystomus etc.) oder erstreckt sich fast durchweg paarig von der Crista nach der Clavicula (z. B. bei Chauna, Cygnus ferus, der Mehrzahl der Accipitres, Larus, Eurypyga, vielen Psittaci, den meisten Cuculidae, Steatornis, den meisten Striges etc.); dann weicht der Muskel vor dem Niveau des Apex cristae von der Mittellinie ab.

Bei den Ratiten beschränkt sich der sternale Ursprung auf den lateralen (Struthio, Rhea, Casuarius) oder intermediären (Apteryx) Bereich des vorderen oder mittleren Teiles des Brustbeines, während der mediale Bereich desselben (speciell die Emi-

nentia sterni bei Rhea und Struthio) vollkommen frei bleibt; indirekt kommen auch Fasern von der die Sternocostalien deckenden Fascie. Struthio kennzeichnet ein lediglich sternaler Ursprung; bei den anderen untersuchten Ratiten kommt dazu ein coracoidaler Ursprung, der entweder (Rhea, Casuarius) einfach von dem latero-distalen oder (Apteryx) doppelt von dem proximo-medialen und latero-distalen Saume der Außenfläche des Coracoids beginnt. Von der Clavicula scheint der Muskel bei keinem lebenden Ratiten zu kommen (Dromaeus wurde von mir nicht untersucht, HAUGHTON und ROLLESTON erwähnen nichts von einem clavicularen Ursprung). — Das Verhalten dieser Ursprünge bekundet sich durchweg als Reduktionserscheinung. Damit erklärt sich zweifellos die Retraktion des sternalen Ursprunges auf den seitlichen Bereich des Brustbeines, höchst wahrscheinlich aber auch der Beginn vom Coracoid, hinsichtlich welches eine successive Rückwanderung von der ursprünglich vorhandenen Clavicula resp. dem Lig. claviculare auf den proximo-medialen Rand des Coracoids, auf die den M. supracoracoideus deckende Fascie und von da auf den disto-lateralen Saum des Coracoids anzunehmen ist. Apteryx bildet ein interessantes Zwischenglied dieser Reihe und zeigt auch hier den geringsten Grad der Reduktion und der Entfernung vom carinaten Zustande; bei Rhea und Casuarius hat sich der Muskel bereits auf den disto-lateralen Saum des Coracoids zurückgezogen; bei Struthio ist der coracoidale Ursprung völlig rückgebildet.

Bei den Carinaten entspringt der M. pectoralis in der Regel fleischig; sehnige Elemente mengen sich nur in ganz untergeordneter Weise bei. Bei den Ratiten dagegen überwiegt das sehnig-muskulöse und selbst rein aponeurotische Element am Ursprunge; bei Casuarius und Rhea ist der sternale, bei Apteryx der proximo-mediale coracoidale Ursprung rein sehnig, — ein Verhalten, das ebenfalls eine Reduktion bekundet.

Die Insertion des M. pectoralis thoracicus erfolgt an der ventralen (medialen) Fläche der Crista lateralis humeri in sehr wechselnder Ausdehnung, meist im Bereiche ihrer distalen $^2/_3$ bis $^3/_4$. Je nach der Ausdehnung derselben und nach dem Längeverhältnisse des Humerus findet sich danach das distale Ende der Insertion innerhalb der Grenze des 2. (Rhea, Apteryx) bis 6. Zehntels (Cypselus, Phaethornis). Bei den Carinaten geschieht die meist sehr kräftige Insertion derart sehnig-muskulös, daß oberflächlich die Muskel-, in der Tiefe die Sehnenfasern überwiegen. Nicht selten inseriert auch, namentlich bei größeren Fliegern, das

Digitized by Google

disto-laterale, vornehmlich von dem sternalen und parasternalen Ursprunge ableitbare $^1/_8$—$^1/_4$ rein sehnig (so namentlich bei Chauna, den Anseres, Phoenicopterus, den Ciconiidae, Carbo etc. etc.). Noch größere Komplikationen finden sich bei den später zu erwähnenden Vögeln, deren M. pectoralis in Schichten zerfallen ist. Bei den Ratiten wird die Insertion in viel einfacherer Weise durch eine relativ dünne und platte Sehne vermittelt.

Auf seinem Wege zur Crista lateralis humeri zieht der M. pectoralis thoracicus auch über die Ventralfläche des Tuberculum mediale des Humerus, sowie über die Ursprungssehne des M. biceps brachii hinweg. Zu beiden kann er in intimeres Verhalten treten. Die Beziehung zur Ventralfläche des Tuberculum mediale wird dadurch vermittelt, daß das ursprünglich lockere Bindegewebe, das ihn mit diesem Knochenteile verbindet und zugleich den hier liegenden axillaren Luftbeuteln (resp. Luftbeutel) als Grenze dient, successive sich stärker und stärker entfaltet und schließlich einen kräftigen Sehnenzug, eine Ankerung, bildet, welche die sehnige Unterfläche des Insertionsteiles des M. pectoralis mit dem Tub. mediale fest verbindet und somit gewissermaßen die Rolle einer medial von der Biceps-Sehne gelegenen Nebeninsertion des M. pectoralis übernimmt. Diese Ankerung fand sich unbedeutend und kaum entwickelt z. B. bei einigen Anseres, Pelecanus, Spheniscus, den Alcidae, Chunga, Rhinochetus (Beddard), den Columbiformes, Buceros, Atrichia, den meisten Passeres etc., sehr ausgebildet dagegen bei Chauna, Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, Accipitres, den meisten Steganopodes, Puffinus, den Charadriidae, Gruidae, Cuculidae, Galbulidae, Trogonidae, Alcedinidae und Coraciiformes (unter denen Buri namentlich bei den Caprimulgidae ihre gute Entwickelung hervorhebt); bei Larus wurde sie doppelt beobachtet. Auch bei Rhea fehlte sie nicht. Die Verbindung mit der Ursprungssehne des M. biceps brachii wurde besonders bei den Podicipediformes, den größeren Accipitres, den meisten Steganopodes, Grus und den größeren Striges etc. gefunden; namentlich bei Sula ist sie sehr innig und bedingt ein eigentümliches Verhalten im Ursprunge des M. biceps (s. d.).

Vom distalen Rande des Insertionsteiles löst sich nicht selten (z. B. bei Rhea, Casuarius, Chauna, den meisten Anseres, Colymbus und der Mehrzahl der Ciconiidae [exkl. Ciconia nigra] etc.) ein aberranter Sehnenzipfel ab, der längs der Medialfläche des Oberarmes distalwärts verläuft und sich früher oder später

Digitized by Google

mit der oberflächlichen Fascie desselben resp. der des M. biceps brachii vereinigt; bei Threskiornis und Platalea hat er eine mediodorsale Richtung und schließt sich dem Metapatagium an, somit eine Art Pectoralis thoracicus metapatagialis bildend.

Der Faserverlauf des M. pectoralis ist bei den Ratiten ein verhältnismäßig einfacher, indem die Fasern hier von dem Ursprunge nach der Insertion zu mäßig (Rhea) oder stärker (Struthio, Apteryx), aber ohne weitere Komplikation konvergieren. Weniger einfach liegen die Verhältnisse bei den Carinaten. Auch hier drückt sich im ganzen eine Konvergenz aus, die aber durch parallelfaserige, schräg laufende, fiederige Faserkomplexe, durch eine mannigfache Abwechselung von muskulösen und sehnigen Elementen eine große Komplikation erhält, welche indessen hier nicht geschildert werden soll. Im ganzen wiegt an der Außenfläche das muskulöse, an der Innenfläche das sehnige Element vor, und zwar geht der tiefe Sehnenspiegel vornehmlich aus von der Sternalfläche kommenden Fasern hervor, dient aber zugleich einem großen Teile der Fasern, welche von der Crista sterni und Clavicula ausgehen, zur Ansatzstelle. Auf diese Weise kommt eine Fiederung zustande, die namentlich da, wo der Sehnenspiegel mehr in die Länge zusammengedrängt und in das Innere des Muskels aufgenommen ist (z. B. bei Crypturus, den Galliformes etc.), besonders deutlich wird. Gegen die Insertion zu nehmen die Fasern von der Sternalfläche vornehmlich den disto-lateralen Teil und die Innenfläche, die von der Crista sterni und der Clavicula kommenden mehr die Oberfläche und den proximo-lateralen Teil ein, können sich aber auch superficiell etwas weiter distalwärts ausbreiten, ohne jedoch den distalen Rand der Insertion zu erreichen. Eine Kreuzung, wie sie z. B. bei Säugetieren gewöhnlich ist, kommt nicht eigentlich zur Beobachtung; jedoch wird man sehr von windschiefen Faserungen sprechen können.

Die Stärke des Muskels ist bei den Carinaten, wo er den wichtigsten Flugmuskel bildet, immer eine bedeutende; doch finden sich von einer sehr mächtigen Entfaltung (z. B. bei einzelnen Anseres, einigen Pelargi, den Charadriidae, Otis, Chunga, Crypturus, mehreren Galli, den Columbiformes, Harpactes, den kleineren Passeres, den Todi, Coraciae und meisten Caprimulgi, namentlich aber bei den Macrochires) bis zu einer mäßig starken Ausbildung (z. B bei den Colymbidae, Pelecanus, Fregata, Diomedea, Spheniscus, den Alcidae, Fulicariae, vielen Psittaci, Corythaix, Atrichia, Hylactes etc.) alle möglichen Uebergänge. Selbst

Digitized by Google

innerhalb der Familien existiert ein großer Wechsel. Auch ist leicht nachzuweisen, daß die Größe des Muskels nicht vollkommen mit dem Grade der Flugfähigkeit koincidiert: die kleineren, schnell fliegenden Vögel besitzen einen relativ viel ansehnlicheren Muskel als die größeren, ruhig schwebenden Gattungen, bei denen andere Vorrichtungen die notwendige Ersparnis an Muskelmaterial und Muskelgewicht gestatten [1]). — Bei den Ratiten ist der Muskel immer klein und dünn.

Von einigem Interesse ist das gegenseitige Größenverhältnis der vorderen, von Clavicula und Membrana kommenden und der hinteren, vom Sternum entspringenden Abteilung. Bald ist erstere viel größer als letztere (z. B. bei Pelecanus und Fregata), bald nur etwas ansehnlicher (z. B. bei Plotus), bald etwa gleichgroß (z. B. bei Haliaëtos, den Striges), bald ein wenig geringer (z. B. bei Argus, Talegalla, Crax), bald kleiner (z. B. bei einigen Tetraonidae, vielen Psittaci), bald viel schwächer (z. B. bei Crypturus, Meleagris, mehreren Tetraonidae, Opisthocomus, Columbae etc.). Hierbei wird auch das Verhalten des Kropfes von einigem Einflusse, indem derselbe bei Crypturus, den Galliformes, Columbiformes und auch Psittaci dazu beiträgt, den vorderen Abschnitt des M. pectoralis, dem er aufliegt, etwas zu rarefizieren; bei Opisthocomus ist die bezügliche Verdünnung eine sehr auffallende.

Die Länge des Muskels richtet sich vornehmlich nach der Länge und Breite des Sternums und nach der Spannung der Furcula [2]). Gewisse Vögel besitzen einen relativ breiteren Muskel, als nach der Schmalheit ihres Sternums zu erwarten wäre (z. B. die Ardeidae, Eurypyga, die Fulicariae).

Gewöhnlich bildet der M. pectoralis thoracicus (von dem M. pectoralis propatagialis abgesehen) einen einheitlichen Muskel. Bei einigen Vögeln kommt hingegen eine Sonderung zur Beobachtung, die zweifacher Art ist. Die eine Art vertritt Apteryx, wo der M. pectoralis in eine Pars coracoidea und Pars sternalis durch einen ziemlich breiten Schlitz getrennt ist, durch welchen der N. cutaneus pectoralis und die Vasa thoracica hindurchtreten; auch Casuarius zeigt in geringerem Grade diese Sonderung. Die andere Art findet sich bei Ciconia, Catharista, Vultur (Rüdinger), Uraëtos, den Steganopodes (exkl.

1) Vergl. die Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, p. 132 f. und p. 144.

2) Vergl. die Tabellen XVII, XXVIII und XXIX in den Untersuchungen etc., 1888, p. 768 f., 794 f.

Digitized by Google

Phaëthon [Beddard] und gewissen Tubinares, Aechmophorus [Beddard], Carbo) etc. Hier ist ein ansehnlicheres Stratum superficiale und ein schwächeres Stratum profundum zu unterscheiden. Das letztere wird vollkommen von dem ersteren bedeckt, geht von der Clavicula, dem angrenzenden Saume der Membrana coraco-clavicularis und dem vorderen Teile der Crista sterni, bei Puffinus (ob bei den anderen Tubinares?) auch noch von dem lateralen Bereiche des vorderen Teiles der Sternalfläche aus und konvergiert zu einer ziemlich schlanken Sehne, die zwischen der Hauptmasse der oberflächlichen Schicht und einem kleineren tieferen Fascikel derselben an der Tiefe der Crista lateralis humeri inseriert. Bei anderen, zum Teil nahe verwandten Vögeln (z. B. bei Scopus [Beddard], Platalea, Threskiornis, vielen Falconidae, Carbo, Podica [Beddard], Chunga [Beddard]) ist diese Sonderung eine nur unvollkommene; bei noch anderen (Laridae) ist sie nur künstlich ausführbar oder fehlt ganz [1]).

Innervation. Der M. pectoralis thoracicus wird durch den sehr ansehnlichen gleichnamigen Nerv versorgt, der vorher in 2 Aeste zerfällt und danach mit zahlreichen Zweigen in die Innenfläche des Muskels näher der Insertion desselben eindringt.

Der M. pectoralis thoracicus ist in der Hauptsache dem gleichnamigen Muskel der Reptilien zu vergleichen, unterscheidet sich aber, abgesehen von der Größe, von ihm namentlich durch seine Kompaktheit und Selbständigkeit gegenüber der benachbarten Bauchmuskulatur, sowie durch die mächtige Entfaltung des Ursprunges von der Clavicula und der Membrana sterno-coraco-clavicularis. Die Kompaktheit spricht sich namentlich in der Konzentration des Muskels auf das ausgedehnte Sternum aus, indem die bei Reptilien vorkommenden Rippenursprünge und die Verbindungen mit den Rumpfmuskeln bei den Vögeln ganz oder zur Hauptsache aufgegeben sind. Der Beginn von der parasternalen und paralophalen Fascie verdankt meines Erachtens seine Entstehung der sekundären Ausbreitung des mächtig angewachsenen Muskels über den Skeletbereich hinaus, der Ursprung von der Crista sterni tritt zum Teil vikariierend an Stelle des episternalen Ursprunges der Reptilien, ist aber im wesentlichen ebenfalls eine Neubildung

1) Auf diese Verschiedenheit nahe verwandter Gattungen macht auch Beddard aufmerksam: bei Podica ist der Muskel in 2 Lagen zu sondern, bei Heliornis ist er einheitlich. Möglicherweise sind nach ihm die Differenzen der Körpergröße beider Genera dafür verantwortlich.

der Carinaten, welcher zugleich die Crista in der Hauptsache ihre Entstehung verdankt. Der claviculare (resp. coracoidale) Teil des M. pectoralis hat bei den meisten lebenden Reptilien kein direktes Homologon. Doch wird von einigen Lacertiliern (Heloderma, Stellio, Liolepis, Chlamydosaurus) angegeben, daß der episternale Ursprung auf die Clavicula überzugreifen beginnt (vergl. Schultermuskeln, III, 1875, p. 713 f.; IV, 1900, p. 415); auch gewisse Exemplare von Sphenodon scheinen hierher zu gehören (Schultermuskeln, IV, 1900, p. 472). Diese Tocosaurier geben den Schlüssel zum Verständnis der betreffenden Vogelbildung. Man darf annehmen, daß bei den frühesten Vorfahren der Vögel dieser anfangs nur die Clavicula anrührende Ursprung sich weiter und weiter auf derselben ausbreitete, und daß schließlich mit der Rückbildung des Episternums und der Transposition des bezüglichen Ursprunges auf die Crista sterni und die Membrana sterno-coraco-clavicularis die bei den lebenden Carinaten bestehenden Verhältnisse sich ausbildeten. Von ancestralen carinaten-ähnlichen Verhältnissen sind auch die der Ratiten abzuleiten; das Verhalten des N. pectoralis cutaneus zu dem Muskel repräsentiert noch eine primitivere Beziehung, die bei den lebenden Carinaten aufgegeben ist. — Die Aberration (Ankerung) an die Medialfläche des Oberarmes wurde auch bei Lacertiliern, Cheloniern und Krokodiliern beobachtet.

Der M. pectoralis thoracicus enthält in sich Elemente, welche dem M. pectoralis major + M. pectoralis minor der menschlichen Anatomie zu vergleichen sind, eine Erkenntnis, die wir namentlich Haughton, Rolleston und Selenka verdanken. Selenka zieht noch speciellere Homologien, indem er auf Grund der bei den oben genannten Carinaten zu beobachtenden Sonderung des Muskels in eine oberflächliche und tiefe Schicht die erstere dem M. pectoralis major und die letztere dem M. pectoralis minor vergleicht. Hier kann ich ihm nicht folgen, sondern erblicke in beiden Sonderungen bei diesen Carinaten und bei den Säugetieren den Ausdruck verschiedenartiger und nicht miteinander vergleichbarer specieller Differenzierungsrichtungen; — wie ja auch die Scheidung bei den Carinaten erst in ganz sekundärer Weise bei einer beschränkten und hoch specialisierten Gruppe erfolgt ist.

b) Pectoralis propatagialis (*p.pt*).

Vom Pectoralis major kommender Kopf (Köpfe) oder Portion des Spanners der vorderen Flügelmembran (des Tensor membranae anterioris alae,

des Tenseur de la membrane antérieure du vol): Heusinger, Meckel, Schöpss, Cuvier-Duméril, Haswell.

Zweiter Kopf, unterer Kopf des langen und kurzen Muskels der vorderen Flügelfalte: Schöpss.

Deuxième chef de m. tenseur de la membrane antérieure de l'aile, Caput II s. breve m. tensoris membranae anterioris alae: Lauth, Thuet.

Caput inferius m. plicae alaris anterioris magni et brevis: d'Alton.

Wahrscheinlich Long head of the triceps flexor cubiti: Reid.

Vom M. pectoralis major abgegebene Portion des Spanners des Windfanges: Prechtl.

Vom M. pectoralis major kommende Hülfssehne (Hülfssehnen) oder Bauch (Bäuche) des M. tensor patagii longus et brevis: Nitzsch, Giebel, de Man.

Muskelbündel des M. pect. major zu den Mm. plicae alaris anterioris longus et brevis: Rüdinger.

Bauch zur Haut der vorderen Flugmembran: Magnus.

Teil des Tensor longus patagii (membranae) anterioris alae: Selenka.

Vom Pectoralis kommendes Bündel des Extensor plicae alaris: Perrin.

Mit dem Grand pectoral zusammenhängender Teil des Tenseur marginal de la membrane antérieure de l'aile: Alix.

Pectoralis propatagialis: Fürbringer (1885, 1888), Beddard (1898), Buri (mit den Abteilungen Pect. propat. longus nebst brevis anterior und posterior).

Slip to the Tensor patagii longus and brevis from the Pectoralis I: Beddard (vor 1898).

Faisceau musculaire du grand pectoral ou tenseur marginal: Buchet.

Faisceau claviculaire du tenseur marginal de la membrane antérieure de l'aile: Filhol (?).

Pars propatagialis m. pectoralis, Propatagial portion of the M. pectoralis: Gadow, Newton-Gadow.

Slip from the M. pectoralis to the M. propatagialis (longus et brevis): Newton-Gadow.

Der M. pectoralis propatagialis stellt nicht eigentlich einen selbständigen Muskel, sondern nur eine oberflächliche Schicht des M. pectoralis thoracicus oder 1 resp. 2 (selten mehrere) von der Oberfläche dieses Muskels abgehende Sehnenzipfel dar, welche sich mit dem M. deltoides propatagialis zu den Sehnen des Propatagialis longus et brevis vereinigen resp. distal von letzterem Muskel in diese Sehne eingehen. Er findet sich nur bei den Carinaten, und zwar bei fast allen untersuchten Vertretern derselben. Den Ratiten fehlt er.

Digitized by Google

In der überwiegenden Anzahl der Fälle ist diese Bildung in ihrem Ausgange auf den vorderen (clavicularen und cristalen) Bereich des M. pectoralis thoracicus beschränkt; und zwar löst sie sich, wenn sie eine oberflächliche Muskellage darstellt, in der Nähe des Ursprunges der clavicularen Partie mehr oder minder selbständig ab, während sie bei bloß sehniger Ausbildung erst näher dem Insertionsteile des M. pect. thoracicus sich abhebt. Lateral grenzt sie an den M. deltoides propatagialis an und kann auch, wie bereits betont, zu demselben in mehr oder minder innige Beziehung treten.

Im übrigen ist der M. pectoralis propatagialis in seiner Ausbildung einem außerordentlichen Wechsel unterworfen.

Namentlich bei den Schwimm- und Sumpfvögeln, sowie bei einzelnen Vertretern der anderen Vogelabteilungen (z. B. bei gewissen Accipitres, Opisthocomus, Atrichia etc) stellt er meist eine einfache Bildung dar. Hier tritt er entweder als eine ziemlich selbständige oberflächliche Muskellage auf, die sich früh von dem vorderen Teile des M. pectoralis thoracicus (exkl. den vordersten Anfang desselben) abspaltet, jedoch mit ihrem hinteren (postaxialen) Rande meist noch mehr oder minder innig mit diesem Muskel zusammenhängt und erst gegen das insertive Ende zu sehnig wird (z. B. bei Catharista, Plotus, Carbo, den Alcidae, Larus, Geranus), — oder er repräsentiert eine minder selbständige Muskelschicht, die bald in eine mehr oder weniger breite Aponeurose übergeht (z. B. bei den Anseres, Platalea, Threskiornis, den Ardeidae, Sula, Fregata, einzelnen Charadriidae), — oder er erhebt sich ziemlich spät als ein vorwiegend sehniges oder sofort zur Aponeurose werdendes Fascikel (z. B. bei den Colymbidae, Ciconia, Chroicocephalus, Anous, vielen Charadriidae), — endlich kann er als ein rein sehniger, in Gestalt und Größe übrigens sehr wechselnder Zipfel von der Oberfläche des M. pect. thoracicus abgehen (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, Spheniscus, Puffinus, Eurypya, Aramus, Psophia, Chunga, Parra, den Fulicariae, Opisthocomus, Atrichia). — Wie die vorliegende kurze Zusammenstellung zeigt, sind die Verhältnisse innerhalb der Familien wechselnde, aber nicht regellose.

Mag der Pectoralis propatagialis als deutlicher Muskel sich abspalten, mag er sofort als Sehnenfascikel entstehen, so endet er peripher doch immer sehnig oder aponeurotisch und verbindet sich so mit dem Ende des M. deltoides propatagialis oder mit dem ersten Anfange der (ungeteilten oder geteilten) Propatagialis-Sehne.

Digitized by Google

Bei einzelnen Vögeln kann diese Verbindung eine doppelte werden, indem die Endsehne sich schließlich in ein oberflächliches und ein tiefes Fascikel spaltet, die etwas weiter distal an die Sehne des Propatagialis longus und brevis gehen (z. B. bei Cathartes, Opisthocomus, Atrichia). Damit sind Zwischenglieder zu der Bildung eines doppelten Pectoralis propatagialis gegeben. Auch Pelecanus (Fig. 232) ist hierher zu rechnen, doch wurde bei diesem (ind.?) eine noch kompliziertere Verteilung gefunden, indem das oberflächliche Fascikel sich mit 2 getrennten Sehnen vom M. pect. thoracicus ablöste, die sich erst weiterhin vereinigten. — Bei einigen Vögeln (z. B. bei Puffinus, den Alcidae und Laridae etc. etc.) geht ein kleiner elastisch-sehniger Zipfel zur Haut, welcher die Vereinigungsstelle des Pectoralis und Deltoides propatagialis deckt. — Porphyrio zeigte eine kleine Aberration zum M. pectoralis abdominalis.

Ein doppelter Pectoralis propatagialis kommt der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Vögel zu. Er wird hier vertreten durch ein oberflächliches oder vorderes Fascikel, das sich schließlich mit der Sehne des Propatagialis longus verbindet (M. pectoralis propatagialis longus s. superficialis s. anterior), und ein tieferes oder hinteres Fascikel, das sich mit der Sehne des Propatagialis brevis vereinigt (M. pectoralis propatagialis brevis s. profundus s. posterior). In der geweblichen Beschaffenheit beider herrscht ein außerordentlicher Wechsel; doch zeigt das erstere öfter eine muskulöse oder sehnig-muskulöse Anordnung, während bei dem letzteren das reine Sehnengewebe vorwiegt.

In der höchsten Ausbildung tritt der Pectoralis propatagialis longus (*p. pt. lg*) als ziemlich selbständiger Muskel auf, der sich von dem vorderen Bereiche des M. pectoralis thoracicus abspaltet und bald als breitere Muskellage, bald als dickerer Muskelbauch erscheinen kann (z. B. bei Nisus, Tinnunculus, Rhynchaea, Corythaix, Indicator, den Tracheophonen [exkl. Formicivora und Herpsilochmus] und allen untersuchten oligomyoden Passeres, sowie unter den Oscines bei den Sturnidae und bei Bombycilla, ferner bei den Cypselidae, Merops [Fig. 236], Eurystomus, Athene, Syrnium), — oder er erhebt sich als langer bis kurzer Muskelkegel aus der Masse des M. pect. thoracicus, um sofort in eine breite Aponeurose oder schlanke Sehne überzugehen (z. B. bei Haliaëtos, Pandion, Crypturus, vielen Galli, Pterocles, einigen Columbae, mehreren Psittaci, den Cuculidae, Formicivora, Herpsilochmus, Momotus, den Halcyoninae [Fig. 235], Steatornis, Capri-

Digitized by Google

mulgus, Otus, Bubo), — oder er geht direkt aponeurotisch oder sehnig von dem M. pect. thoracicus ab, oft in Gestalt einer recht langen und schlanken Sehne (z. B. bei mehreren Galli [Fig. 233], einigen Columbae, mehreren Psittaci [Fig. 234], Galbula, allen untersuchten Pici [exkl. Indicator] und allen Oscines [exkl. die untersuchten Sturnidae und Bombycilla], Colius, Harpactes, Upupa, Buceros, Alcedo, Todus, Podargus). Auch hier findet sich innerhalb der Familien und selbst Unterfamilien ein großer Wechsel, aber keine Regellosigkeit; es ist nicht ohne Interesse, daß oft die tiefer stehenden Repräsentanten durch eine muskulöse, die höher stehenden durch eine sehnige Bildung gekennzeichnet sind (so namentlich bei den Pici und Passeres)[1]). Den Trochilidae fehlt er (Buri).

Der Pectoralis propatagialis brevis (*p.pt.br*) beginnt nur bei wenigen Vögeln mit kegelförmig muskulöser Basis (z. B. bei Nisus, Tinnunculus, Corythaix); bei allen anderen löst er sich als reine Sehne oder Aponeurose von dem M. pect. thoracicus ab. Wenn beide Pectorales propatagiales sehnig sind, so ist meist der P. propat. brevis der etwas kräftigere; seltener (z. B. bei Cuculus, Buceros) wurde er schwächer beobachtet. Bei Caprimulgus zeigte er doppelte Anordnung (Buri: Pectoralis propatagialis brevis anterior und posterior). Bei den Macrochires gelang es nicht, ihn zu finden (Fürbringer, Buri).

Die gegenseitige Lage des Pectoralis propatagialis longus und brevis wechselt ebenfalls sehr mannigfach. Bald behauptet der Erstere gegenüber dem Letzteren eine vorwiegend oberflächliche Lage und deckt dessen Ursprung größtenteils (z. B. bei den Accipitres, Pelecanus, vielen Galli, Pterocles, einigen Columbae, Psittaci, Cuculidae, Striges etc.), bald liegt er mehr nach vorn, so daß er nur den vorderen Teil des Ursprunges des Brevis deckt (z. B. bei einigen Columbae, Buceros, den Coraciae und Caprimulgi), bald löst sich der Longus so weit vor dem M. pectoralis thoracicus ab, daß er diesen nicht oder nur am vordersten Rande deckt (z. B. bei Galbula, den Pici und Passeres, Colius, Harpactes, den Alcedinidae, Upupa, Merops und den Todi).

Meist ist die Bildung eines einfachen Pectoralis propatagialis als der primitivere Zustand zu beurteilen, in einzelnen Fällen (z. B. bei Opisthocomus [?] und Atrichia) scheint die Verein-

1) Eine bemerkenswerte Komplikation zeigt unter anderen Pelecanus (Fig. 232 *p.pt.lg.a* und *p.pt.lg.p*).

Digitized by Google

fachung auf der Rückbildung eines doppelten Propatagialis zu beruhen.

Durch ein besonderes sehniges Fascikel, Pectoralis propatagialis posticus proprius (*p. pt. p*), sind Crypturus und viele Galli (Fig. 233) ausgezeichnet. Dasselbe findet sich bei guter Ausbildung in Gestalt eines ziemlich breiten und nicht unkräftigen aponeurotischen Zipfels, der im disto-lateralen (sternalen) Bereiche des M. pectoralis thoracicus von dessen Fascie unweit der Insertion des Muskels sich ablöst und distal von dem gewöhnlichen Pectoralis propatagialis (superficialis et profundus) sich an das Propatagium ansetzt. Bei den Cracidae und bei Megacephalon ist dieses Fascikel noch nicht ausgebildet, bei Talegalla, den Tetraonidae und Meleagris findet es sich im ersten Beginne, bei Argus und Numida zeigt es eine schwache, bei den meisten Phasianidae eine ganz ansehnliche Entwickelung. Bei letzteren existiert es neben dem einfachen, nicht in einen oberflächlichen und tiefen Zipfel gesonderten Pectoralis propatagialis. — Eigentümlich ist der distale Abgang des Muskels bei den Fulicariae.

Innervation. Der M. pectoralis propatagialis wird durch den gleichnamigen Nerv versorgt, der, ein Zweig des vorderen Astes des N. pectoralis, durch den vorderen Teil des M. pectoralis thoracicus durchdringend, zur Innenfläche seines Muskels gelangt.

Der Pectoralis propatagialis ist eine oberflächliche Aberration des M. pectoralis thoracicus, die eine den Carinaten eigentümliche Bildung darstellt. Ob sie auch bei den Vorfahren der Ratiten in paläontologischer Zeit vorhanden war und erst mit der Verkümmerung des Flügels derselben zur vollkommenen Rückbildung gelangte, oder ob sie bei diesen überhaupt niemals angelegt war, entzieht sich der direkten Beurteilung. Soweit aus anderen Muskelbildungen auf die Natur jener ancestralen Ratiten indirekte Schlüsse gemacht werden können, wird man die Frage mit einiger Wahrscheinlichkeit im ersteren Sinne entscheiden dürfen. Bei den Reptilien finden sich auch oberflächliche Aberrationen des M. pectoralis, die jedoch zu der vorliegenden Bildung nur ganz entfernte und allgemeine Beziehungen haben.

c) Pectoralis abdominalis (s. cutaneus) (*p. a, p. abd*) [inkl. Pect. abdom. metapatagialis].

Brusthautmuskel (Subcutaneus thoracis) und Bauchhautmuskel (Subc. abdominis): Wiedemann, Tiedemann, d'Alton, Prechtl, Gurlt, Meursinge.

Digitized by Google

Vielleicht Last portion of the Panniculus carnosus: Reid.
Dermo-humeralis: Owen, Perrin, Shufeldt.
Humero-cutaneus und Subcutaneus ventralis (Bauchhautmuskel): Nitzsch-Giebel.
Accessorisches Muskelbündel des Pectoralis major, Accessoire cutané du grand pectoral: Magnus, Gervais et Alix.
Faisceau (Muscle) des parures: Alix, Gervais et Alix, Viallane, Filhol.
Muscle des parures (vord. Port.) + Subcutaneus abdominalis (hint. Port.): Watson.
Vielleicht Large cutaneous branch of the pectoralis: Forbes (Procellariidae).
Pectoralis abdominalis: Fürbringer, Buri.
Pars abdominalis m. pectoralis, Abdominal portion of the M. pectoralis: Gadow, Newton-Gadow, Beddard (1898).
Subcutaneus thoracis und Subcutaneus abdominalis: Helm.

Der M. pectoralis abdominalis stellt ein langes, der Haut angeschlossenes Muskelband von geringer Stärke dar, das meist von der hinteren Bauchgegend (vom Os pubis und von der Aponeurose resp. Fascie der oberflächlichen Bauchmuskulatur) beginnt, weiterhin zur Seite des Bauches, der unteren Extremität und des M. pectoralis thoracicus nach vorn verläuft und neben oder gemeinsam mit diesem Muskel am distalen Bereiche der Crista lateralis humeri inseriert. Seine Lage zur Haut entspricht im allgemeinen der Unterflur. Bei guter Ausbildung ist der M. pectoralis abdominalis in der Regel in eine hintere und vordere Abteilung, Pars posterior (*p. abd. p*) und Pars anterior (*p. abd. a*), zerfallen, die ein sehr wechselndes Verhalten zu einander darbieten; an der Grenze beider sind die Beziehungen zur Haut am innigsten.

Der Muskel wurde in seiner Totalität bei den Struthiones, Rheae, Casuarii, allen untersuchten Ciconiidae, Haliaëtos, Pandion, Nisus, den Steganopodes (exkl. Pelecanus), Opisthocomus, Cacatua, allen Cuculidae, Galbula, Buceros, Bucorvus, Steatornis und Podargus vermißt; bei den untersuchten Papageien, welche zu den Psittacidae s. str. Garrod's gehören, fehlte die Pars anterior, bei Chauna, Cathartes, Pelecanus, Apteryx, Colius, Cypselus [individuell [1])],

1) Buri fand sie bei den von ihm untersuchten Cypselidae allenthalben, wenn auch in großer Rückbildung.

Hyphantornis die Pars posterior. Zahlreiche Uebergänge vermitteln den Zusammenhang dieser Formen mit denjenigen, wo der Muskel resp. die eine oder die andere seiner Abteilungen wohl entwickelt ist. Die Nichtexistenz ist bei den betreffenden Carinaten mit Sicherheit, bei den Ratiten mit großer Wahrscheinlichkeit durch die Annahme einer Reduktion zu erklären.

Die Pars posterior (*p.abd.p*) liegt in der Bauchregion, erstreckt sich aber in sehr zahlreichen Fällen, namentlich bei langer Ausbildung des Sternums, auch über einen kleineren oder größeren Teil der Brust; die Pars anterior dagegen beschränkt sich auf die Brustregion, oft nur auf deren vorderen Bereich.

Das gegenseitige Größeverhältnis beider Abteilungen ist einem großen Wechsel unterworfen. Meist repräsentiert die P. posterior die breitere, oft sogar viel breitere Abteilung (z. B. bei den Anseres, Colymbidae, Alcidae, den meisten Charadriidae, Eurypyga, Rallus, Crex etc. und vor allem bei Larus, Geranus und Ocydromus); doch sind auch nicht selten beide Abteilungen ungefähr gleich breit (z. B. bei gewissen Ardeidae, vielen Pici und Passeres, Eurystomus), oder die vordere übertrifft selbst die hintere an Breite (z. B. bei den Ardeidae, Argus, mehreren Pici [insbesondere Indicator], vielen Passeres, Dendrochelidon, Harpactes, Eurystomus). Umgekehrt ist die hintere Abteilung in der Regel die schwächere; seltener sind beide etwa gleich stark.

Die Pars posterior entspringt meist mit ziemlich breiter und langer, aber dünner Aponeurose, minder häufig (z. B. bei Herodias, vielen Pici, Atrichia, mehreren Passeres, Dendrochelidon, den Alcedinidae, Merops, Eurystomus und mehreren Striges) mit schlankerer Sehne von dem ventralen Bereiche des Vorderrandes des Os pubis (exkl. das Ende desselben) oder von diesem und der Aponeurose resp. Fascie des M. obliquus abdominis externus. Nicht selten verwebt sich hierbei die Ursprungsaponeurose so innig mit der Aponeurose des Bauchmuskels, daß es nur mit Mühe gelingt, ihre Faserung bis zum Schambein zu verfolgen; bei mehreren Vögeln (z. B. bei Phoenicopterus, Tinnunculus, Geranus, Hylactes, Scotornis, Caprimulgus) waren vom Pubis kommende Faserzüge nicht nachzuweisen. Bei Upupa entspringt der Muskel eigentümlicherweise mit ganz kurzer Aponeurose von dem hinteren Rande des Sternums (Processus s. Denticuli xiphoidei posteriores), liegt also ganz in der Brustregion.

Früher oder später, hinter oder in der Mitte des Bauches, nicht selten auch erst im vorderen Bereiche desselben (z. B. bei

Digitized by Google

den Galli etc.), geht die Aponeurose in den Muskelbauch über, der in der Gestalt eines platten Muskelbandes an der Seite des Bauches und der Brust, sowie an der hinteren Extremität in descendenter Richtung nach vorn verläuft, wobei er seiner Unterlage (zum Teil dem M. pectoralis thoracicus) sehr locker anliegt, dagegen mit der Haut viel inniger verbunden ist. Während dieses Verlaufes bietet er oft mehrfache, ganz feine Aberrationen an die Haut (Unterflur) und von derselben dar; da, wo er die Extremität passiert, können dieselben ansehnlicher werden.

Vorn endet die Pars posterior in mannigfachster Weise mit frei ausstrahlenden Muskelfasern, oder sie tritt zu der P. anterior in mehr mittelbare oder unmittelbare Beziehungen (s. unten sub P. anterior). Die Lage ihres vorderen Endes ist ebenfalls einem großen Wechsel unterworfen. Bald findet sich dasselbe in der Mitte der Bauchregion (z. B. bei Podiceps, Pterocles etc.), bald in der vorderen Hälfte derselben bis zum Anfange des Bauches (z. B. bei Colymbus, den Ardeidae, Puffinus, Spheniscus, Psittaci, Dendrochelidon), bald am Ende der Brust (z. B. bei Cygnus, Phoenicopterus, den Laridae und meisten Charadriidae, Columba, Phaethornis, Harpactes, Scotornis, den Striges), bald in der hinteren Brusthälfte (z. B. bei Tinnunculus, Rhynchaea, Chionis, Parra, Fulicaria, Gallinula, Porphyrio, Atrichia, vielen Passeres, den Halcyones, Meropes, Todi und Coraciae), bald in der Mitte derselben resp. etwas hinter oder vor ihr (z. B. bei den Alcidae, Psophia, Aramus, Chunga, Eulabeornis, Ocydromus, Crex, Rallus, den Galli, Corythaix, den meisten Pici und vielen Passeres). Der Wechsel ist in sehr vielen, aber durchaus nicht allen Fällen durch die verschiedene Länge des Sternums bedingt.

Der Faserverlauf der Pars posterior ist meist in der Hauptsache ein paralleler, wobei die Tendenz zur Konvergenz, d. h. zu einem Schmälerwerden des Muskels nach vorn, nicht zu verkennen ist. Oft ist diese Konvergenz recht merklich (so besonders bei Phoenicopterus, den Alcidae, Chionis). Bei Geranus wurde umgekehrt der Muskel breiter, doch nicht durch Divergenz der alten Fasern, sondern infolge von accessorischem Zuwachs durch neue vom vorderen Bauchbereich entspringende Fasern.

Die Breite der Abteilung wechselt außerordentlich. Eine recht breite Pars posterior fand sich unter anderem bei Puffinus, Spheniscus, den Alcidae, Larus und den meisten Limicolae, Eurypyga, Psophia, vielen Fulicariae etc., eine schmale bis recht schmale bei den Ardeidae, Anous, Geranus, Parra, Corythaix, vielen Pici und

Digitized by Google

mehreren Passeres, Dendrochelidon, Alcedo, Upupa, Merops namentlich bei den Ardeidae, Indicator, Amadina und Dendrochelidon ist die P. posterior sehr fein und rudimentär und leitet damit zu den Formen über, wo sie vermißt wird (speciell bei den Ciconiidae, Cypselus und Hyphantornis). Die anderen Vögel zeigen in unregelmäßiger Weise mittlere Breiten. — Die Dicke ist immer unbedeutend und wird namentlich bei größeren Vögeln oft relativ sehr gering.

Die Pars anterior (*p. abd. a*) beginnt, in geringerer oder größerer Nähe von der P. posterior oder fast unmittelbar aus derselben hervorgehend, in sehr wechselnder Lage am Ende der Brust (z. B. bei den Ardeidae, Apteryx, Harpactes, Caprimulgus etc.) oder in deren hinterem Bereiche (bei den meisten Vögeln) oder in der Mitte derselben resp. vor ihr (z. B. bei Chauna, Colymbus, Geranus, Psophia, Aramus, den Galli, Corythaix, Indicator, Colius); entsprechend der Lage der hinteren Extremität fällt ihr Beginn zugleich oft mit der dieselbe deckenden Haut zusammen. — Hierbei kann ihr hinteres Ende von dem vorderen der P. posterior recht weit oder ziemlich weit entfernt sein (z. B. bei Cygnus [vornehmlich C. ferus], den Colymbidae, Spheniscus, vielen Fulicariae, Argus, Pterocles, Psittaci, Macrochires, Dacelo), wobei beide Abteilungen entweder ganz getrennt oder durch eine (bei Pterocles z. B. recht deutliche) zarte und lange Zwischenaponeurose verbunden sind, — oder beide Abteilungen stehen durch eine mäßig lange bis ziemlich kurze Zwischensehne in Verbindung (sehr viele Vögel), — oder sie sind sehr genähert, wobei der Zusammenhang durch eine kurze, oft recht undeutliche Inscriptio tendinea vermittelt wird (bei den meisten Anseres [exkl. Cygnus], Tinnunculus, Hemipodius, vielen Galli [speciell Meleagris, den Megapodiidae und Cracidae], einzelnen Pici, mehreren Passeres, Pelargopsis etc.), — oder sie vereinigen sich partiell durch Inscriptio unter direktem Zusammenhange der muskulösen Elemente (z. B. bei einzelnen Phasianidae, den Tetraonidae, Corythaix, einzelnen Pici, Alcedo ispidoides, Momotus, Todus, Scotornis, Eurystomus), wobei die Inscriptio sich zu mikroskopischer Feinheit verschmälern kann (Dendrotypes, Momotus, Eurystomus), — endlich ist der Zusammenhang ein so unmittelbarer, daß nur eine gewisse Verwirrung in der Anordnung der Muskelfasern die Grenze beider Teile noch andeutet (z. B. bei Rhynchaea, Parra, den meisten Fulicariae [exkl. Porphyrio], Corythaix, mehreren Pici und Passeres, Merops, Alcedo ispida). Eine Verwirrung und partielle Kreuzung der

Digitized by Google

Muskelfasern bei minder nahe kommenden Enden beider Abteilungen wurde übrigens auch beobachtet (z. B. bei mehreren Phasianidae und bei Atrichia). Auch in dieser Hinsicht zeigt sich innerhalb der Familien (namentlich bei den Anseres, Fulicariae, Galli, Passeres, Alcedinidae) ein großer Wechsel; oft kennzeichnet die primitiveren Formen die geringere Entfernung. — Nicht immer ist der Beginn der P. anterior ein geschlossener, sondern nicht selten ein offener, indem der Muskel mit zerstreuten Fasern anfängt, die sich erst im weiteren Verlaufe zusammenschließen (so namentlich bei Puffinus, Spheniscus, Anous, Parra, Argus, Cypselus etc.).

Weiterhin verläuft der Muskel, dem lateralen Rande des M. pectoralis thoracicus anliegend, nach vorn, wobei seine Fasern ein wenig konvergieren, und geht schließlich in eine meist schlanke, seltener kurze oder sehr kurze (z. B. bei Spheniscus etc.) Sehne über, die neben oder bedeckt von der Endsehne des M. pect. thoracicus an der Crista lateralis humeri inseriert. Eine Anheftung distal neben dem M. pect. thoracicus oder im direkten Anschlusse an den disto-lateralen Rand seiner Insertionssehne kommt der Mehrzahl der Vögel zu; bei Spheniscus deckt sogar das Ende des M. pectoralis abdominis zum Teil den M. pectoralis thoracicus. Bei den Anseres, Eurypyga, Geranus, Aramus, Apteryx, den Columbae, Psittaci, einzelnen Passeres etc. schiebt sich dagegen die Endsehne des M. pectoralis abdominalis unter den distolateralen Bereich der Innenfläche des Insertionsteiles des M. pect. thoracicus, bei Harpactes, Atrichia und den Striges sogar bis zu deren Mitte. — Während dieses Endverlaufes kann die Endsehne selbständig bleiben, häufig tritt sie dagegen mit dem M. pect. thoracicus in einen mehr lockeren oder partiellen resp. kürzeren oder einen mehr innigen und längeren Zusammenhang, — das erstere wurde z. B. bei Larus, Aramus, den Pici, mehreren Passeres, den Macrochires, Colius, Alcedo, Upupa, Merops und den Todi, das letztere unter anderen bei Tinnunculus, Psophia, Geranus, Eurypyga, den Columbae, den meisten Psittaci, Harpactes, Atrichia, mehreren Passeres, Eurystomus, Caprimulgus und den Striges beobachtet. Bei Crypturus, den Galli und Pterocles findet die Insertion nicht direkt an der Crista lateralis humeri statt, sondern durch Vermittelung einer Sehnenbrücke, die zugleich mit den Mm. pectoralis thoracicus und latissimus dorsi posterior, sowie der Sehne des Anconaeus coracoideus verbunden ist. Bei Chauna, Catharista und Pelecanus war die Endsehne der P. anterior sehr

reduziert und verlor sich in der Achselhöhle (bei Catharista schon vorher), ohne bis zum Knochen zu gelangen.

Die Größe der P. anterior unterliegt ebenfalls einem sehr bedeutenden Wechsel: innerhalb der Extreme einer relativ recht ansehnlichen Ausbildung (z. B. bei Spheniscus und vielen Galli, und einer sehr geringen (z. B. bei Chauna, Cygnus, Cathartes, Pelecanus, Larus, Aramus, Apteryx und mehreren Psittaci) finden sich alle möglichen Größen. Die geringeren Entfaltungsgrade wird man als eine beginnende Verkümmerung auffassen dürfen.

Bei einzelnen Vögeln (Colymbus?, einzelnen Accipitres [nach Nitzsch], Otis, Atrichia) wurde eine Aberration des Muskels an das Metapatagium, M. pectoralis abdominalis metapatagialis, beobachtet. Andererseits fand sich bei Porphyrio eine Aberration an den M. pectoralis propatagialis.

Innervation. Der Muskel wird, soweit er genau untersucht wurde, in beiden Abteilungen durch den feinen N. pectoralis abdominalis, einen Zweig des hinteren Astes des N. pectoralis, versorgt. Ob bei höherer Ausbildung der P. posterior sich intercostale Zweige an deren Innervation beteiligen, muß dahingestellt bleiben; gesehen wurde eine solche Versorgung von mir nicht.

Der Pectoralis abdominalis ist, wie vor allem seine Innervation beweist, zweifellos zum Pectoralis-System zu rechnen, eine Zusammengehörigkeit, welche, wie es scheint, wenigstens zum Teil schon von Magnus, Alix, Gervais und Watson, vielleicht auch von Forbes vermutet worden ist. Die alten Namen Subcutaneus thoracis und abdominis sind indifferente Bezeichnungen, die über die Abstammung des Muskels nichts aussagen. Auch die Zusammengehörigkeit der beiden Abteilungen, die von den meisten Autoren als besondere Muskeln aufgeführt werden, wird durch die Innervation und den Vergleich der mannigfachen Ausbildung bei den verschiedenen Vögeln sichergestellt.

Im speciellen ist der Muskel als eine den Vögeln eigentümliche Bildung aufzufassen. Allerdings existieren auch bei Reptilien, insbesondere gewissen kionokranen Lacertiliern einigermaßen selbständige Bildungen am lateralen Rande des M. pectoralis thoracicus („M. suprapectoralis", Schultermuskeln, III, 1875, p. 715; Teil des M. rectus lateralis, Schultermuskeln, IV., 1900, p. 414 f.), die jedoch eine ganz andere Insertion darbieten und nach Maurer's Nachweis zum Rectus-System des Rumpfes gehören. In diesen Bildungen drückt sich somit nur die Reptilien und Vögeln ge-

Digitized by Google

meinsame Tendenz einer Ablösung lateraler, oberflächlicher Elemente von der ventralen Rumpfmuskelmasse aus. Der M. pect. abdominalis der Vögel teilt mit dem M. pect. thoracicus die gleiche Insertion und zeigt nur in seinem Ursprunge, der auf die Bauch- und Beckenregion sich ausdehnt, ein aberrantes Verhalten. Dieses Uebergreifen nach hinten wird durch die abdominale Fascie resp. die Aponeurose der Bauchmuskulatur vermittelt, welche successive in eine Ursprungsaponeurose mit veränderter Faserrichtung umgewandelt wird und dem Weitergreifen des Muskels nach hinten zugleich als Leitungsbahn dient. Der sternale Ursprung von Upupa ist hierbei zum Teil als eine interessante Rückschlagbildung aufzufassen. Ob die Sonderung in die Pars anterior und P. posterior sekundärer Natur ist oder eine alte Reminiscenz an die ursprüngliche Abstammung des M. pectoralis vom Rectus-System des Rumpfes darstellt, vermag ich mit den vorliegenden Materialien nicht zu entscheiden. Bisher wurde kein Fall eines einheitlichen Muskels primitiver Natur gefunden, indem die mannigfachen Vorkommnisse von zusammenhängenden Portionen vermutlich eine spätere Vereinigung ursprünglich getrennter Teile ausdrücken.

8. Supracoracoideus (*spc*).

M. secundus alam movens: V. Coster, Aldrovandi, Steno.
Levator alae, Elévateur de l'aile: Borelli, L'Herminier.
Pectoral moyen, Mittlerer Brustmuskel, Pectoralis medius: Vicq d'Azyr, Merrem, Cuvier, Carus, L'Herminier, Magnus, A. Milne-Edwards, Coues, Gervais et Alix, Jullien, Watson, Filhol, Smith.
Kleiner oder mittlerer Brustmuskel, Pectoralis minor s. medius: Wiedemann, Tiedemann, Heusinger, Meursinge.
Zweiter Brustmuskel, Pectoralis II, Second pectoral: Meckel, Haughton, Macalister, Owen, Garrod, Perrin, Forbes, Weldon, Beddard (1890, 1898), Shufeldt.
Sterno-sous-coraco-huméral: L'Herminier.
Größter Oberarmheber s. Deltoideus maximus: Schöpss.
Untere größere Portion des Deltoideus maximus: Schöpss (Spheniscus, Galli).
Pectoralis minor s. II, Zweiter oder kleiner Brustmuskel: Meckel, Wagner, Nitzsch, Giebel, Ulrich, Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1896).
Kleiner Brustmuskel, Pectoralis minor: Reid, d'Alton, Mayer, Prechtl, Sundevall, Gurlt, Pfeiffer, Nitzsch, Giebel, Klemm, Ch. L. Edwards.

Digitized by Google

Wahrscheinlich Supraspinatus und Deltoideus (e. p.): Mayer (Casuar).
Pectoralis medius s. secundus: Owen (Apteryx), Magnus.
Subclavius: Retzius, Rolleston, Selenka, de Man, Reichenow, Gadow (1877), Strasser, Legal u. Reichel, Haswell, Sutton.
Umroller des Oberarmes: Prechtl.
Pectoralis III: Stannius, Jäger, Huxley.
Pectoralis minor + Subclavius: Sundevall.
Coraco-clavicularis s. Pectoralis II s. Levator proprius: Haughton.
Subclavius s. Levator humeri: Rolleston.
Pectoralis medius s. Subclavius: Young, H. Milne-Edwards.
Levator humeri s. Pectoralis III: Humphry.
Releveur de l'aile: Alix (Rhea).
Sus-épineux s. Moyen pectoral: Alix, Gervais et Alix.
Pectoralis II s. Extensor pectoral: Garrod.
Supracoracoideus: Fürbringer, Gadow (1885), Newton-Gadow, Buri.
Second pectoral ou Portion sterno-huméral du petit pectoral: Sabatier.
Portions sterno-humérales, Faisceau cleido-huméral et coraco-huméral du pectoral und vielleicht auch ein Teil des Chef coracoïdien et précoracoïdien de l'obturateur externe thoracique (chez les Struthionides): Sabatier.
Pectoralis II s. Subclavius: T. J. Parker.
Second pectoral (M. supracoracoideus s. subclavius): Gadow (1892).

Der M. supracoracoideus repräsentiert einen bei den Ratiten ziemlich schwachen, bei den Carinaten dagegen ziemlich großen bis recht großen Muskel, der sehr oft nächst dem M. pectoralis der größte Flugmuskel ist, in einzelnen Fällen demselben gleichkommen und ihn selbst an Größe übertreffen kann. Er beginnt muskulös von der ventralen Fläche des Brustbeines, des Coracoids und der Membrana coraco-clavicularis und verläuft dann, successive in seine Endsehne übergehend, im Sulcus supracoracoideus (Foramen triosseum bei den Carinaten) lateral- und dorsalwärts über die Schulterkapsel hinweg zu dem Tuberculum laterale des Oberarmes.

Bei den Carinaten wird der Muskel in seinem ventralen Bereiche durchweg von dem M. pectoralis thoracicus gedeckt und und zugleich am Ursprunge von ihm umrahmt; bei den Ratiten hingegen liegt er größtenteils vor dem M. pectoralis, direct unter der Haut resp. unter der Endausbreitung des M. cucullaris.

Digitized by Google

Seine Insertionssehne befindet sich in unmittelbarer Nähe derjenigen des M. deltoides minor (s. d.), neben ihr oder öfter von ihr bedeckt, und ist sehr häufig mit diesem Muskel in geringerer oder größerer Ausdehnung verwachsen; die größte Selbständigkeit beider Teile wurde unter anderen bei Spheniscus, den Alcidae, Galli etc. gefunden, der höchste Grad von Verbindung bei Podargus und den Striges. Da, wo der M. deltoides minor eine ansehnliche, von der Membrana coraco-clavicularis entspringende Pars ventralis entwickelt hat, liegt dieselbe unter dem Muskelteile des M. supracoracoideus, wobei sie bald vollkommen selbständig bleibt, bald mehr oder minder innig mit ihm verschmolzen ist und eine Pars intermedia zwischen beiden Muskeln darstellt (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, den Pelargi, Catharista, Crypturus etc). In beiden Fällen, mag der ganze M. deltoides minor, mag allein die P. ventralis desselben mit dem M. supracoracoideus verbunden sein, gelingt die Scheidung der zu dem einen oder zu dem anderen gehörenden Fasern nur unter Berücksichtigung der Innervation. — Außerdem wird das Ende der Sehne des M. supracoracoideus bald von dem M. deltoides propatagialis gedeckt; bei Spheniscus wie bei den meisten Ratiten hingegen grenzt sie an die bezüglichen Mm. deltoides ventral an und liegt übrigens direkt unter der Haut. Im coracoidalen Bereiche wird der Muskel bei den meisten Carinaten lateral direkt von dem M. coraco-brachialis posterior (pectoralis III) begrenzt und kann recht oft (namentlich bei Spheniscus, den Alcidae, Chionis, Chunga, Crypturus, den Galliformes, Columbiformes, Striges etc.) mit ihm fest verwachsen sein; mitunter (z. B. bei den Steganopodes, Bucerotidae und namentlich den Ratiten) liegen beide Muskeln in Folge von Rückbildung und Retraktion ihrer Ursprünge entfernt voneinander.

Der Ursprung des Muskels beginnt bei den Carinaten von der Außenfläche des Coracoids und der Membrana coraco-clavicularis, hat sich aber von da aus stets über die Außenfläche des Sternums inkl. die Seitenfläche der Crista sterni ausgedehnt; sehr häufig participiert auch das Lig. cristo-claviculare und die Spina sterni, oft auch der Proc. interclavicularis der Furcula; endlich bei guter Entfaltung des Muskels dient auch die eigene Fascie, sowie die zwischen ihm und dem M. coraco-brachialis posterior befindliche als Ausgangsstelle. Am Coracoid beginnt der M. supracoracoideus in sehr wechselnder Weise von dem hinteren und medialen Bereiche der Außenfläche, greift aber auch häufig auf den medialen Rand desselben und nicht selten (be-

Digitized by Google

sonders bei Steganopodes, Otis, Gruidae, Pici etc. etc.) auf den medialen Bereich der Innenfläche über; in diesen Fällen heftet sich die Membrana coraco-clavicularis mehr lateral an die Innenfläche des Coracoids an. Auf einen kleineren hinteren Bereich des Coracoids (hinteres $^1/_6$—$^1/_3$) beschränkt sich der Muskel unter anderen bei Chauna, den Ardeidae, allen untersuchten Falconidae, Sula, Pelecanus, einzelnen Charadriidae, den Rallinae (s. str.), Galli, Didunculus, den meisten Psittaci, Cypselus, Buceros, Bucorvus etc.; eine größere Längsausdehnung (hintere $^3/_5$—$^3/_4$) gewinnnt sein Ursprung z. B. bei Otis, Chunga, Crypturus, den meisten Cuculidae, Atrichia, Harpactes etc.; hierbei entspringt der Muskel auch häufig von dem Proc. procoracoideus. Bei Fregata und Sula nimmt er von der Außenfläche des Coracoids nur den medialen Saum (mediales $^1/_5$—$^1/_3$) ein, bei Pelecanus beginnt er nur am medialen Rande derselben; auf der anderen Seite erstreckt er sich z. B. bei Spheniscus, Psophia, Aramus, Numida auf die medialen $^2/_3$—$^4/_5$, bei Crypturus, Corythaix, Dendrochelidon, Colius fast über die ganze Außenfläche. Die anderen Vögel behaupten mittlere Werte in der wechselndsten Weise; namentlich bei den Anseres, Steganopodes und Galli zeigt sich eine große Mannigfaltigkeit. Bei einigermaßen guter Entwickelung grenzt der M. supracoracoideus lateral direkt an den M. coraco-brachialis posterior an, wobei die beide trennende Fascia intermuscularis für seine lateralen Fasern Ursprungsstelle gewährt; dies ist namentlich der Fall bei Spheniscus, den Alcidae, Chionis, Chunga, Crypturus, den Galliformes und Columbiformes; bei gewissen Galli und Opisthocomus erstreckt sich der Ursprung des Muskels selbst auf die den M. coraco-brachialis posterior deckende Fascie. Der Ursprung von der Membrana coraco-clavicularis findet hauptsächlich von der coracoidalen Abteilung derselben statt, kann aber auch bei höherer Entwickelung dieses Ursprunges auf die claviculare Abteilung derselben weitergreifen. Doch bleibt stets ein clavicularer (ganz oder teilweise vom Ursprunge des M. pectoralis eingenommener) Saum derselben gespart, sowie nicht selten ein coracoidaler, der dem Ursprunge der P. ventralis des M. deltoides minor (resp. der P. intermedia, s. oben p. 443) dient. Bei hoher Ausbildung dieses Teiles (ganz besonders bei den Galli) beginnt dann der M. supracoracoideus von dem intermediären Teile der Membrana coraco-clavicularis. Hinsichtlich der Längen- und Breitenausdehnung dieses Ursprunges herrscht ebenfalls großer Wechsel; die Extreme werden von Chunga, Psophia, Aramus (wo

der Muskel fast von der ganzen Länge entspringt) und von den meisten Psittaci (wo der Ursprung sich auf das hintere $^1/_4$—$^1/_3$ beschränkt) vertreten. Auch zeigt derselbe entsprechend der sehr verschiedenen Breitenentwickelung der Membran — sehr ansehnlich z. B. bei den Steganopodes, Tubinares, Alcidae, Laridae, sehr schmal unter anderen bei Meleagris und Opisthocomus — eine große Variabilität. Von der Membrana coraco-clavicularis aus erstreckt sich der Muskel bei sehr zahlreichen Vögeln auch über das Lig. cristo-claviculare, und zwar über dessen basalen (dorsalen) Abschnitt, indem von dem marginalen (ventralen) Teile desselben der M. pectoralis beginnt. An diesem Ursprunge participiert auch sehr häufig (bei den Ardeidae, Galliformes und Passeres) der in dieses Ligament einragende Processus interclavicularis (Hypocleidium), und zwar kann derselbe bald mit seiner ganzen oder beinahe ganzen Fläche (Ardeidae, Meleagris, Opisthocomus) oder mit dem kleineren oder größeren dorsalen Abschnitte (andere erwähnte Vögel) sich daran beteiligen, während der ventrale von dem M. pectoralis eingenommen wird. — Von dem Coracoid und dem Lig. cristo-claviculare aus erstreckt sich der Ursprung des Muskels auf die Außenfläche des Sternums und die Seitenfläche der Crista sterni. An den geeigneten Objekten (z. B. Anser, Charadriidae) ist sein successives Wachstum auch während der ontogenetischen Entwickelung zu erkennen. Dieser sternale Ursprung, obschon von sekundärer Entfaltung und Bedeutung im Vergleiche zu dem coracoidalen, gewinnt meist eine größere Ausdehnung als der letztere. Stets wird der mediale Bereich der Sternalfläche und der dorsale (basale) der Crista eingenommen, und die Linea interpectoralis s. Linea m. supracoracoidei bezeichnet die laterale und ventrale Grenze des M. supracoracoideus gegen den M. pectoralis thoracicus. Bei mächtiger Entfaltung des Muskels rückt diese Grenze selbstverständlich an der Sternalfläche weiter lateral und an der Crista weiter ventral (marginal) und erstreckt sich zugleich am Sternum immer weiter nach hinten. Gerade in dieser Hinsicht kann eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit konstatiert werden, die zugleich eine gewisse systematische Bedeutung hat. Eine geringe Ausdehnung (vorderes $^1/_4$—$^1/_2$) kennzeichnet die Colymbidae (insbesondere Colymbus), die Palamedeae, Phoenicopterus, Gypogeranus, die größeren Falconidae, Carbo, Sula, Pelecanus, die meisten, namentlich die größeren, Tubinares, Balearica, Chunga,

Digitized by Google

Corythaix, Atrichia, Steatornis, Podargus und die meisten Striges, eine ziemlich ansehnliche (vordere $^1/_2$—$^7/_8$) die meisten größeren Anseres (insbesondere Anser und Cygnus), gewisse Arten von Podicipes, die Pelargo-Herodii, die Cathartidae, einzelne kleinere Falconidae, Plotus, Fregata, einzelne kleinere Tubinares, die Alcidae und Laridae, mehrere Charadriidae, Otis, die meisten Gruiformes, die Fulicariae, Hemipodius, die Megapodiidae und Cracidae unter den Galli, die Cuculidae, Galbulae, Pico-Passeres, Colii, Trogones, die meisten Halcyoniformes, Todi und Coraciae, eine sehr beträchtliche (etwa über die ganze Länge des Sternums) mehrere Anseres (besonders die Verwandten von Anas), die Impennes, Podica (Beddard), Heliornis (Beddard), viele Charadriidae, Mesites (Milne-Edwards), Crypturus, die meisten Galli (insbesondere die Phasianidae, Meleagridae und Tetraonidae), Opisthocomus, die Columbiformes, die Psittaci, Macrochires, Harpactes, Upupa, Alcedo und die Caprimulgidae. In den letzteren Fällen gewinnt der Muskel zugleich eine beträchtliche Breitenausdehnung an der Sternalfläche und kann sich hier an seiner breitesten Stelle über die medialen $^2/_3$ (z. B. bei Crypturus, vielen Galli, Columba, vielen Psittaci, Collocallia), $^3/_4$—$^4/_5$ (bei vielen Psittaci) und selbst $^7/_8$—$^9/_{10}$ (bei Opisthocomus, Phaethornis) erstrecken. Da, wo ein tief eingeschnittenes Xiphosternum existiert (Crypturi, Galli), nimmt der M. supracoracoideus in der Regel die Trabecula mediana und das mediale $^1/_4$—$^1/_2$ der Membrana intertrabecularis (intermedia) ein. Die Breitenausdehnung an der Crista sterni ist eine außerordentlich wechselnde und komplizierte, da hier die beiden Komponenten des M. pectoralis und M. supracoracoideus in Frage kommen. Bei schwachem M. pectoralis und kräftigem M. supracoracoideus ist der bezügliche Teil ansehnlich (basale $^4/_5$—$^7/_8$ bei Spheniscus, den Alcidae, Crypturus, Meleagris etc., doch auch bei Sula und Chauna!); eine relativ geringe Ausdehnung (basale $^2/_5$—$^1/_2$) findet sich unter anderen bei Cygnus, Colymbus, Chunga, Atrichia, Buceros, Todus, den Striges etc. — Häufig participiert auch die Spina sterni als Ursprungsfläche des Muskels. — Endlich entspringt derselbe auch von der ihn deckenden Fascie, die nicht selten zugleich mit dem M. pectoralis verwachsen ist und damit eine Fascia intermuscularis zwischen beiden Muskeln darstellt.

Bei den Ratiten beschränkt sich der Ursprung des viel kleineren Muskels in der Hauptsache auf die Außenfläche des proximalen Teiles des Coracoids und auf die Membrana

coracoidea; bei Struthio participiert hierbei in ansehnlicher Ausdehnung die procoracoidale Spange, bei den anderen Ratiten tritt an deren Stelle der verschieden große Proc. procoracoideus und die Membrana procoracoidea. Außerdem aber entspringt der Muskel auch in beschränktem Grade von dem Lig. sterno-coracoideum, sowie von dem ersten Anfange des Sternums; dieser sternale Ursprung ist unbedeutend bei Rhea, noch geringer bei Apteryx und minimal bei Dromaeus (Rolleston), Casuarius und Struthio (ind.); bei Struthio wird er auch individuell ganz vermißt.

Die Insertion des M. supracoracoideus findet immer mit kräftiger, aber meist schlanker Sehne am Tuberculum laterale humeri statt. Bei mächtiger Entfaltung des Muskels gewinnt die Sehne eine ansehnliche Breite und bedingt damit eine weitere Ausdehnung des Tub. laterale zu einer längeren Crista m. supracoracoidei, die distalwärts auf die dorsale oder dorso-laterale Fläche des Humerus übergreift. Dies ist besonders der Fall bei den Impennes, Alcidae, Galli, Columbiformes, Psittaci und Cypselidae. Bei Crypturus und den Galli wird die Sehne in ihrem Endteile noch von dem gut entwickelten Lig. scapulo-humerale laterale überbrückt und festgehalten. Die Insertionssehne passiert stets den dorsalen Bereich des Schultergelenkes und liegt hierbei der Kapsel desselben direkt auf, in der Regel intimere Beziehungen zu derselben gewinnend. In einer lockeren oder wenig festen Verbindung zu derselben steht sie bei den Ratiten, einzelnen Steganopodes, Chunga, Ocydromus etc., Vögeln, die einen nur kleinen oder mäßig großen M. supracoracoideus besitzen; inniger wird die Verbindung bei der Mehrzahl der Carinaten und führt hierbei durch die ganze Reihe der innigen Verschmelzung mit der Kapsel, der partiellen Durchbrechung der letzteren, des partiellen Verlaufes innerhalb der Gelenkhöhle, schließlich zur totalen Einlagerung in das Schultergelenk (Pici)[1].

Bezüglich des Faserverlaufes gehört der M. supracoracoideus zu den gefiederten Muskeln. Bei mäßiger Größe und einfacherem Bau konvergieren die lateral und medial entspringenden Muskelfasern zu einer in der Mitte liegenden Sehne, die successive nach vorn zu in demselben Maße an Dicke zunimmt, als sich die Muskelfasern an ihr erschöpfen. Auf diese Weise tritt die Sehne

1) Des näheren vergl. die Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, p. 231 und p. 470—482.

oberflächlich ziemlich früh rein zu Tage, während in der Tiefe, also erst beim Abtrennen des Muskels gut sichtbar, die Muskelfasern noch länger persistieren. Da, wo die Endsehne die Gelenkkapsel passiert, ist sie in der Regel rein sehnig; bei vielen Vögeln hat sie aber auch schon früher ihre muskulösen Elemente verloren. Die hierbei zu beobachtende Mannigfaltigkeit ist eine große. Bei mächtiger Entfaltung des Muskels überwiegen in dem größeren Bereiche desselben die Muskelfasern derart, daß die Sehne anfangs von ihnen ganz eingehüllt wird und erst näher der Insertion deutlich zu Tage tritt.

Bei den Ratiten verläuft der Insertionsteil des Muskels in ziemlich direktem und geradem Verlaufe nach seinem Anheftungspunkte. Bei den Carinaten hingegen bildet er eine langgestreckte, nach vorn konvexe Schlinge, die im Foramen triosseum ihren vordersten Gipfel erreicht und von da wieder nach hinten zur Insertion verläuft. Es ist leicht, zu sehen, daß diese Anordnung, die je nach der Länge des M. supracoracoideus graduell verschieden auftritt, mit der Verlängerung und Richtungsänderung des Coracoids, mit der mächtigen Ausbildung des Acrocoracoids und mit der hohen ventralen Entfaltung und Verlängerung des Muskels Hand in Hand geht und von einer großen funktionellen Bedeutung (insbesondere zur Erhaltung des Gleichgewichtes) ist (vergl. p. 356). Rhea zeigt ein teilweise noch an Carinaten erinnerndes Verhalten. — Bei alten Individuen, z. B. bei gewissen Grues und Galli, kann die Sehne auch partiell, d. h. in ihrem geradlinigen, von den Muskelfasern umschlossenen Abschnitte verknöchern; da, wo sie den Bogen im Foramen triosseum macht, bewahrt sie selbstverständlich ihre natürliche Biegsamkeit.

In seinem Verlauf im Sulcus supracoracoideus wird der Muskel zugleich von einer ziemlich festen Fascie bedeckt, die bei Ratiten (insbesondere bei Rhea) und Carinaten, namentlich nach vorn zu, wo sich der Sulcus vertieft, eine ansehnlichere Entfaltung und den Charakter eines den Sulcus überbrückenden Ligamentes gewinnt.

Die Größe des Muskels zeigt nach Ausdehnung und Dicke alle möglichen Grade. Klein ist der Muskel bei den Ratiten und hier bei den kurzflügeligen Casuarii und Apteryges schwächer als bei den langflügeligen Struthiones und Rheae; bei letzteren zeigt er relativ die geringste Rückbildung. Bei den Carinaten ist der Muskel stets größer als bei den Ratiten. Auf der einen Seite bieten eine relativ geringe Größe Ocydromus, eine mäßige Chauna,

Colymbus, Phoenicopterus, die Pelargo-Herodii, die meisten Accipitres (exkl. die Cathartidae), die Steganopodes, die größeren Tubinares, Chunga, Crex, Rallus, Hemipodius, Corythaix, Atrichia, Colius, Steatornis, die Striges dar; auf der anderen Seite gewinnt er eine außerordentlich kräftige Ausbildung bei den Alcidae, Meleagris, den Tetraonidae und den meisten Phasianidae, den Columbiformes, Cypselidae und Caprimulgidae und erreicht bei den Impennes, Crypturus und den Trochilidae die mächtigste Entfaltung. Auch hier sind innerhalb der Familien interessante graduelle Verschiedenheiten zu beobachten (z. B. bei den Anseres, wo der Muskel bei Cygnus schwächer und kürzer als bei Anas und Anser nebst ihren Verwandten ist, bei den Galli, wo die Megapodiidae und Cracidae einen kleineren M. supracoracoideus darbieten als die Phasianidae und Tetraonidae, bei den Alcedinidae, wo der Muskel der Halcyoninae und Alcedininae sich an Größe ziemlich beträchtlich unterscheidet etc. etc.). — Eine vorsichtige Abschätzung aller Momente kann aus diesem Wechsel doch bedeutsame Richtungslinien für die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Abteilungen herausfinden. Von einer mittleren, immer aber recht ansehnlichen Ausbildung des Muskels wird man hierbei Ausgang nehmen und von da aus die höheren Grade der Entfaltung durch ein sekundäres Wachstum, die geringeren durch eine sekundäre Rückbildung erklären. Abgesehen von den generischen Verschiedenheiten findet sich namentlich bei den größeren Formen eine größere Ersparnis an Material.

Der M. supracoracoideus ist in der Regel einheitlich und zeigt niemals einen totalen Zerfall in Abteilungen; partielle Trennungen wurden bei Spheniscus (Watson, ind.) beobachtet. Hier und da kommt eine Sonderung des Ursprunges in Gestalt von 2—4 getrennten Köpfen zur Beobachtung (z. B. bei einzelnen Accipitres, Pelecanus, Diomedea [Forbes], Anous); nur in nuce angedeutet ist dieselbe bei Rhea, wo der sternale Ursprungsteil von dem coracoidalen am ersten Anfange ein wenig gesondert ist.

Innerviert durch den N. supracoracoideus, der, vor dem Coracoid (prozonal) oder durch dasselbe (diazonal) verlaufend, im coracoidalen Bereiche der Innenfläche seines Muskels eintritt und von da aus in dessen Tiefe sich weiter nach hinten verbreitet, hiermit durch die Art seines Verlaufes die sekundäre Ausdehnung des Muskels über den sternalen Bereich anzeigend.

Der M. supracoracoideus (M. pectoralis II) entspricht dem gleichnamigen Muskel der Reptilien; mit diesem teilt er haupt-

sächlich den Ursprung vom Coracoid, die Insertion am Tuberculum laterale und die Innervation durch den gleich laufenden Nerv. Namentlich Struthio, dessen Coracoid mit dem der Lacertilier und Chelonier die meiste Aehnlichkeit darbietet, zeigt auch in der einfacheren Ausbildung seines Muskels relativ die größte Uebereinstimmung mit den bezüglichen Abteilungen der Reptilien. Obschon diese Einfachheit keine primitive ist, sondern wie bei den anderen Ratiten in der Hauptsache durch Reduktion eines einstmals höher entwickelten Muskels erreicht wurde, somit nur eine Parallele zu dem primitiven Zustande des Muskels darbietet, wird man doch hier die Anknüpfung an die übrigen Sauropsiden suchen müssen. Weiterhin hat sich der M. supracoracoideus immer mächtiger entfaltet, indem sein Ursprung vom Brustgürtel aus mehr und mehr nach hinten auf das Sternum sich ausdehnte, eine Ausbreitung, die auch in der ontogenetischen Parallele noch ad oculos demonstriert werden kann, und damit hat der Muskel eine mehr und mehr ventrale und caudale Lage erhalten, die zugleich mit der bereits oben besprochenen Umbildung des Coracoids (Verlängerung und Richtungsänderung desselben, Ausbildung des Acrocoracoids etc.) und dem bogenförmigen Verlaufe seiner Sehne Hand in Hand ging. Der Muskel hat damit bei den Carinaten seinen Schwerpunkt in dem sternalen Bereiche gefunden — welches Verhalten die alte, morphologisch bedeutungslose Bezeichnung Pectoralis II ausdrücken möge — und bildet nun einen wichtigen Factor zur Erhaltung des Gleichgewichtes des in der Luft schwebenden Vogels. Eine wie hohe Entfaltung der M. supracoracoideus bei den noch ungekannten paläontologischen Vorgängern der Ratiten gewann, ist direkt nicht zu bestimmen; doch läßt sich aus zahlreichen Nebenumständen mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß bei diesen der Muskel eine weit größere sternale Ausdehnung besaß als bei den jetzt lebenden Formen. — Von den Beziehungen zu benachbarten Muskeln ist die zu dem M. deltoides minor von besonderem Interesse. Auch bei den Reptilien finden sich ähnliche Verhältnisse, die von einem intimen Zusammenhange (Trionyx) bis zu einer völligen Sonderung beider (meiste Chelonier und Lacertilier) wechseln (cf. Schultermuskeln, II, 1874, p. 253 f. und 268; III, 1875, p. 716 f.; IV, 1900, p. 417 f.).

Wenige Muskeln haben, bei dem Versuche einer Homologisierung mit Bildungen der menschlichen Anatomie, so mannigfache Deutungen erfahren. Abgesehen von ganz indifferenten Bezeichnungen ist der Muskel als ein Teil des Pectoralis, als Subclavius,

als Subclavius + Pectoralis, als ein besonderer Deltoides, als Deltoides + Supraspinatus, als Supraspinatus, endlich als ein besonderer, den Säugetieren nicht vergleichbarer Muskel aufgefaßt worden. Ich bezeichnete ihn als M. supracoracoideus.

Die Homologie als Teil des Pectoralis-Systemes, unter welchem Namen sie auch geschehen sein mag (Pectoralis minor, P. medius, P. II, P. III), halte ich besonders auf Grund der Insertion und Innervation für durchaus ausgeschlossen [1]). Auch die Ausführungen von SABATIER, in denen die ausschlaggebende Innervation gänzlich ignoriert wird, konnten mich in keiner Hinsicht zu Gunsten dieses Vergleiches überzeugen. — Der Deutung als Subclavius, die zuerst von RETZIUS betont, später von ROLLESTON und SELENKA eingehender befürwortet und von vielen der neueren Ornithologen acceptiert und festgehalten wurde, vermag ich ebensowenig zu folgen und verweise bezüglich dieser Frage auf meine früheren Ausführungen (Schultermuskeln, III, p. 717 ff. und p. 785 ff.). — Nicht minder ist die Deutung als besonderes Glied des Deltoides-Systemes (SCHÖPSS, MEYER) a priori durch die Innervation ausgeschlossen, obschon nicht verkannt werden kann, daß der vorliegende Muskel zu diesem Systeme, speciell zu dem M. deltoides minor, wenigstens eine innige Nachbarschaft zeigen kann.

Von allen Vergleichen mit menschlichen Bildungen kommt der mit dem M. supraspinatus (MAYER, ALIX) der Wahrheit am nächsten. Beide Muskeln zeigen die gleiche Insertion und Innervation; doch weicht der Ursprung und die Lage des Muskelteiles derart ab, daß mir (gleich SABATIER) ein direkter Vergleich mit dem Supraspinatus unzulässig erscheint.

Bereits früher (Schultermuskeln, I, 1873, p. 270) habe ich

---

1) Des weiteren wird über die Homologisierung mit dem Pectoralis der Säugetiere noch bei diesem zu sprechen sein. Hier sei nur bemerkt, daß allerdings der vorderste Teil des Pectoralis major der Monotremen und wohl auch der anderen Mammalia von diazonalen resp. prozonalen Nervenfasern versorgt wird, welche somit den Verlauf mit dem N. supracoracoideus der Amphibien und Sauropsiden teilen (cf. unter anderen WESTLING 1884, 1889, EISLER 1895, v. GÖSSNITZ 1901). Doch gehören diese Fasern zum Pectoralis major und nicht Pectoralis minor, der, so weit mir bekannt, bei allen Mammalia ebenso wie der hintere (caudale) Hauptteil des Pectoralis major allein von postzonalen Nerven innerviert wird.

auf die nahen Beziehungen zu dem Systeme des Supra- und Infraspinatus (Suprascapularis-System), sowie auf die Existenz des Supracoracoideus neben diesen beiden Muskeln bei den Monotremen hingewiesen. Es handelt sich hier um ein prozonales (durch einen prozonalen oder diazonalen Nerven versorgtes) Muskelsystem, das am Tuberculum laterale inseriert und teils dorsal — von der Scapula (Suprascapularis resp. Supra- und Infraspinatus) — teils ventral — von dem Coracoid (Supracoracoideus) — entspringt. Bei Chamäleontiden, Krokodiliern und Monotremen kommen beide Abteilungen in den verschiedensten Graden der Differenzierung gleichzeitig zur Beobachtung; bei den Mammalia exkl. die Monotremen hat sich die ventrale Abteilung (Supracoracoideus) mit der Reduktion des Coracoids zurückgebildet, so daß hier nur die dorsale (Supra- und Infraspinatus) persistiert; bei den kionokranen Lacertiliern und Vögeln fehlt hingegen der dorsale Teil, während der ventrale (Supracoracoideus) zur höchsten Ausbildung gelangte. Ein direktes Homologon des M. supracoracoideus der Vögel ist somit unter den Säugetieren nur bei den Monotremen zu finden; bei der überwiegenden Mehrzahl der Säugetiere inkl. den Menschen wird es vergebens gesucht.

9. Coraco-brachialis externus s. anterior (*cbr.a*).

M. nonus alam movens (?): Aldrovandi (cf. Schöpss).
M. undecimus: Steno (cf. Schöpss).
Coraco-brachial, Coraco-brachialis: Vicq d'Azyr, L'Herminier, Meckel (Casuar), Cuvier (2. éd.), Mayer, Owen (Apteryx), Sundevall, Pfeiffer, vielleicht Haughton, Sabatier.
Kleiner Oberarmstrecker, Extensor brachii parvus: Wiedemann.
Deltoides minor oder auch Coraco-brachialis: Tiedemann.
Deltoideus minor: Heusinger, Carus, Prechtl, Gurlt (?), Meursinge, Selenka.
Teil des Deltoideus oder vielleicht richtiger Supraspinatus: Meckel.
Deltoideus inferior oder richtiger Coraco-brachialis: d'Alton.
Infraspinatus: Retzius.
Coraco-brachialis anticus, Coraco-brachialis anterior: Jäger, Fürbringer, Gadow, Beddard and Mitchell, Mitchell, Buri.
Supraspinatus s. Deltoideus minor s. Deltoideus III: Nitzsch-Giebel.
Deltoïde antérieur: Milne-Edwards.

Coraco-brachialis proprius s. Pectoralis medius: Rüdinger.
Homologon des Coraco-brachialis brevis s. Rotator humeri (Wood's) bei den Säugetieren: Rolleston.
Vielleicht Supraspinatus: Perrin.
Accessoire coracoïdien du sus-épineux (= P. proximalis) + Digitation humérale externe du biceps (= P. distalis): Alix (Nothura).
Accessoire coracoïdien du sus-épineux: Alix, Gervais et Alix.
Deltoideus II: Ulrich.
Coraco-brachialis externus: Beddard (1884, 1898).
Coraco-brachialis anterior s. externus: Fürbringer.
Coraco-brachialis brevis: Haswell.
Deltoides internus, Internal deltoid: Weldon, Beddard (vor 1890).
Coraco-humeralis: Shufeldt.
Scapulo-humeralis: Beddard (1890).
Coraco-brachialis superior: T. J. Parker.

Der M. coraco-brachialis externus s. anterior repräsentiert bei den meisten Ratiten einen ganz ansehnlichen und ziemlich breiten, bei den Carinaten einen meist kleineren und wenig ausgedehnten Muskel, der sich von dem Coracoid nach dem Anfange der Ventralfläche (Planum bicipitale) des Humerus erstreckt; bei den Ratiten beginnt er von der Spina coracoidea und einem ansehnlicheren Teile des lateralen Saumes des Coracoids, bei den Carinaten dagegen nur von dem Acrocoracoid.

Er wird ganz oder teilweise von der Ursprungssehne des M. biceps brachii gedeckt; die von dieser unbedeckten Teile werden von dem M. pectoralis resp. von den Mm. pectoralis und deltoides propatagialis (bei den Carinaten) überlagert. Die Beziehung zu der Bicepssehne ist, je nach der Breite derselben und nach der des M. coraco-brachialis selbst, eine sehr wechselnde. Meist deckt erstere die medialen $^1/_3$—$^2/_3$ des Muskels, wobei z. B. Podiceps, Plotus, Pelecanus, Larus, mehrere Psittaci etc. die schmälere ($^1/_3$), mehrere Anseres, Phoenicopterus, die Ardeidae, einige Accipitres, die Charadriidae, Geranus, viele Galli etc. die breitere Deckung ($^2/_3$) darbieten; bei der Mehrzahl der Vögel wird etwa die mediale $^1/_2$ des M. coraco-brachialis von der Sehne des M. biceps bedeckt. In ganz besonderer Breite (mediale $^3/_4$—$^7/_8$) geschieht diese Deckung unter anderen bei Struthio, Rhea, Eurypyga, mehreren Galli, in auffallender Schmalheit (mediales $^1/_4$ bis lediglich Medialsaum) z. B. bei Colymbus, Spheniscus, Vanellus, Opisthocomus,

einigen Psittaci. Seltener (z. B. bei Ocydromus, Apteryx, in gewissem Sinne auch bei Podicipes cornutus) überlagert die Sehne bloß den mittleren Teil des Muskels, noch seltener (z. B. bei Fregata) legt sie sich mit 2 Zipfeln über den medialen und lateralen Saum desselben, so daß seine Mitte frei bleibt. In allen diesen Fällen von geringerer oder größerer Deckung sind Bicepssehne und M. coraco-brachialis am Ursprunge mehr oder minder innig miteinander verwachsen. Bei einigen Vögeln (z. B. bei Carbo, Sula, Puffinus, Rhynchaca, Parra und den Macrochires) wird der Muskel nicht von der Sehne bedeckt, sondern befindet sich lateral neben ihr. — Andererseits liegt er bei den Ratiten, besonders bei Rhea und Apteryx, ziemlich direkt auf dem M. coraco-brachialis internus resp. dessen lateralem Teile und ist auch partiell mit dessen Anfang verwachsen (Rhea); bei den Carinaten ist diese Beziehung wegen der Verlagerung des Muskels nach vorn ganz aufgegeben. Bei letzteren liegt er nun gewöhnlich neben dem M. deltoides minor; und zwar kann er bei gewissen Familien (ganz besonders ausgeprägt bei den Psittaci und Macrochires) unmittelbar an diesen Muskel angrenzen. — Bei einzelnen Passeres ist der Muskel beinahe oder vollkommen rückgebildet.

Der Ursprung beginnt bei den Ratiten, entsprechend der relativ ansehnlichen Breite des Muskels, ziemlich ausgebreitet sehnig-muskulös von dem lateralen (proximo-lateralen) Teile des disto-lateralen Randes resp. Saumes der Außenfläche des Coracoids, wobei er an der Spina coracoidea seinen proximo-lateralen Endpunkt findet; bei Casuarius und Apteryx nimmt er etwa die Hälfte der Länge des Coracoids, bei Struthio etwas weniger, bei Rhea etwas mehr ein. Bei den Carinaten ist allein der von der Spina coracoidea ausgehende Teil des Ursprunges erhalten; derselbe ist entsprechend der mächtigen Entfaltung der Spina zu dem Acrocoracoid zugleich über das ursprüngliche vordere Ende des Coracoids hinaus weit nach vorn gerückt. Er beginnt hier, je nach seiner Breitenentfaltung, von dem Acrocoracoid nebst dem davon ausgehenden Lig. acrocoraco-humerale oder von dem Acrocoracoid allein oder nur von dem lateralen Teile desselben (bei mehreren Steganopodes z. B. nur von dem lateralen $^1/_3$). Hierbei liegt sein Ursprung gewöhnlich zwischen dem des genannten Bandes und des M. biceps brachii.

Der Muskel verläuft über den ventralen Bereich des Kapselbandes des Schultergelenkes (wobei er stets mehr oder minder innig mit demselben verbunden ist) hinweg nach dem Planum

bicipitale des Humerus und inseriert an der mitunter ganz gut abgegrenzten Impressio coraco-brachialis (cf. p. 322) im lateralen Bereiche des Planums, sowie meist auch an der ventralen Fläche des basalen Abschnittes des Processus lateralis humeri. Das Ende des Muskels reicht hierbei meist bis unter das proximale $^1/_4$—$^1/_2$ des Insertionsteiles des M. pectoralis (thoracicus); mitunter (z. B. bei Fregata, Spheniscus, Atrichia, einzelnen Passeres) kann der Muskel aber auch bereits mit dem proximalen Rande des M. pectoralis abschließen oder auch in anderen Fällen (z. B. bei Chauna, Ciconia, einigen Accipitres, einzelnen Galli, Macrochires etc.) in den Bereich der distalen $^1/_2$ der Insertion des M. pectoralis hineinragen. Bei den Ratiten und bei Crypturus (individuell auch bei Syrnium) erstreckt sich der ansehnliche M. coraco-brachialis externus s. anterior, resp. ein besonderes distales Fascikel desselben, noch jenseits (distal von) der Anheftung des Brustmuskels. Auch hinsichtlich der Insertion sind Variierungen selbst innerhalb der Gattungen und Species zu konstatieren. In der Regel endet der Muskel fleischig oder vorwiegend fleischig.

Wie bereits oben erwähnt, zeigt der Muskel bei den Ratiten eine relativ recht ansehnliche Größe; Struthio, namentlich aber Rhea besitzen (nebst den Crypturi) die größten Mm. coraco-brachiales externi unter den Vögeln. Bei den Carinaten hingegen bildet er in der Regel einen kleinen und kompakten Muskel, der übrigens nach Länge, Breite und Dicke einen beträchtlichen Wechsel der Dimensionen darbietet. Am ansehnlichsten ist er bei den Crypturi entfaltet; eine relativ ziemlich kräftige Entwickelung bietet er bei den Palamedeae (Fürbringer, Beddard und Mitchell), Pelargi, den meisten Accipitres, den Steganopodes, Gruidae, Podica (Beddard), einigen Fulicariae (besonders Ocydromus), den meisten Striges, Corythaix, den Cypselidae[1]) und Caprimulgus dar; eine nur geringe Größe zeigt er z. B. bei mehreren Anseres (besonders Cygnus), Puffinus, Hemipodius, den Columbiformes, den meisten Passeres und Bucerotidae. Die anderen Vögel behaupten Mittelwerte. Hinsichtlich der großen Mannigfaltigkeit, die selbst innerhalb der Familien (namentlich bei den Anseres, Galli und Passeres) zahlreiche Variierungen zeigt, ist die specielle Beschreibung (Untersuchungen etc., p. 487 f.) zu vergleichen. — Gewöhnlich ist der von der Sehne des M. biceps

1) Bei den Trochilidae ist er schwächer als bei den Cypselidae (Buri).

bedeckte mediale Teil des Muskels schwächer als der laterale freiliegende.

In der Familie der Passeres zeigt sich eine beginnende Reduktion des Muskels, die durch alle möglichen Grade der Verkümmerung bis zum vollständigen oder fast vollständigen Schwunde der muskulösen Elemente (z. B. bei den Conirostres und bei Bombycilla) führen kann. Hierbei können nahe Verwandte erheblich differieren [1]). In den letzteren Fällen ist ein dem M. coraco-brachialis anterior entsprechendes kleines Gebilde meist noch mikroskopisch sichtbar, dasselbe besteht aber ganz oder größtenteils nur aus Sehnengewebe, oder aus Fett und Bindegewebe.

Eine besondere Differenzierung zeigt der Muskel bei den Crypturi, wo neben dem gewöhnlichen, dem Muskel der anderen Carinaten entsprechenden Teile, der Pars proximalis, noch eine ansehnliche Pars distalis existiert, welche, der Sehne resp. der sehnigen Unterfläche des M. biceps angeschlossen, weit distalwärts verläuft und im Bereiche der mittleren $^3/_5$ des Humerus inseriert. Andererseits kommt den Striges eine mehr oder minder ausgebildete Sonderung in eine laterale und mediale Abteilung zu; bei Syrnium aluco (ind.?) fand sich, in einiger Aehnlichkeit mit dem Befunde bei den Crypturi, ein kleines, dem M. biceps länger verbundenes Fascikel, das kurz vor der Mitte des Humerus sich anheftete. — Alle diese besonderen Differenzierungen sind sekundärer Natur und haben mit der primitiven Ausbildung des Muskels bei den Ratiten nichts zu thun.

Die Innervation erfolgt durch den N. coraco-brachialis anterior s. externus, der bei den Ratiten ziemlich direkt, bei den Carinaten in rekurrentem Verlaufe zu seinem Muskel gelangt und damit auch dokumentiert, daß derselbe bei den Ratiten eine mehr ursprüngliche, bei den Carinaten eine beträchtlich nach vorn gerückte Lage einnimmt.

Der M. coraco-brachialis externus s. anterior entspricht in der Hauptsache dem M. coraco-brachialis externus der Chelonier (Schultermuskeln, II, 1874, p. 259), dem M. coraco-brachialis brevis der Lacertilier und Rhynchocephalier (Schultermuskeln, III, 1875, p. 721 und 758; IV, 1900, p. 420, 451 und 476) und dem M. coraco-brachialis (brevis) der Krokodilier (Schultermuskeln,

1) So beobachtete Burr innerhalb der Hirundininae recht wechselnde Verhältnisse.

Digitized by Google

III, 1875, p. 791, und IV, 1900, p. 508 f.). Die meiste Aehnlichkeit bietet der Muskel der Krokodilier dar. Derselbe entspringt, ähnlich wie bei den Ratiten, von dem disto-lateralen Saume des Coracoids, wobei er sich zugleich ziemlich weit nach vorn — bis zu der Gegend, welche der Spina coracoidea der Ratiten entspricht — erstreckt, und beschränkt sich in der Insertion auf den proximalen Abschnitt des Humerus. Er zeigt somit, im Vergleiche mit den Lacertiliern und Rhynchocephaliern, eine gewisse Vorwärtswanderung seines Ursprunges (cf. Schultermuskeln, III, p. 792, und IV, 1900, p. 509), die sich zugleich mit einer Reduktion des bei diesen noch vorhandenen längeren und mehr distal inserierenden M. coraco-brachialis longus kombiniert hat. Diese beiden Richtungen der Differenzierung sind bei den Vögeln in paralleler Reihe[1]) und noch weiter entwickelt, und zwar wird man hierbei den kleinen und am meisten vorn liegenden Muskel der Carinaten von einem ratiten-ähnlich ausgebildeten ableiten müssen. Bei den Lacertiliern und bei Sphenodon liegen viel primitivere Verhältnisse vor.

Von besonderem Interesse ist hierbei das phylogenetische Verhalten des Acrocoracoids. Als Trochlea für die Sehne des M. supracoracoideus und als Hauptträger der Clavicula verdankt dasselbe seine hohe Ausbildung vornehmlich der mächtigen Entfaltung des M. supracoracoideus und der clavicularen Portion des M. pectoralis: es gehört somit, da beide die bedeutsamsten Flugmuskeln repräsentieren, zu den wichtigsten Merkmalen der fliegenden Vögel. Zugleich hat der Ursprung des M. coracobrachialis externus wie der des M. biceps sich unter Reduktion der mehr distal (hinten) vom Coracoid entspringenden Fasern auf das Acrocoracoid lokalisiert; und gerade die mächtige Entfaltung der Spina coracoidea zu dem weit nach vorn vorragenden Acrocoracoid mag die Hauptursache oder wenigstens der Hauptanstoß gewesen sein, daß der ursprüngliche Muskel der dadurch bedingten übermäßigen Ausbreitung seines Ursprunges nicht zu folgen vermochte, sich auseinanderlöste und schließlich die mehr distal entspringenden und minder wirksamen Muskelelemente durch Rückbildung verlor. Daß dieser Reduktionsprozeß auch jetzt noch nicht abgeschlossen ist, beweisen die Passerinen.

---

1) Die Parallelität der bezüglichen Entwickelungsreihen der Vögel und Krokodilier möchte ich besonders betonen, um nicht das Mißverständnis aufkommen zu lassen, als ob ich den Muskel der Vögel direkt von dem der Krokodilier ableitete.

Die soeben besprochenen Beziehungen gestatten aber zugleich einen weiteren Schluß hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der Ratiten und Carinaten.

Daß die Ratiten einstens höher entwickelte vordere Extremitäten besaßen, ist zweifellos; zahlreiche zum Teil bereits erwähnte Verhältnisse des Skelets, der Pneumaticität, der Muskulatur, der Befiederung etc. weisen zugleich darauf hin, daß ihre damals noch ein geringeres Körpervolumen besitzenden Vorfahren in früheren paläontologischen Zeiten in gewisser Weise befähigt waren, eine Art Luftleben zu führen. Mag dieses nun lediglich in der Fähigkeit eines ruhigen Schwebens nach abwärts bestanden haben, oder mag es zu einem höher ausgebildeten Flugvermögen entfaltet gewesen sein — jedenfalls wird man annehmen dürfen, daß diese Vorfahren der Ratiten eine Clavicula und ein einigermaßen entwickeltes Acrocoracoid besaßen. Aus diesem, in gewissem Sinne carinaten-ähnlichen Verhalten haben sich dann nach und nach infolge einer successiven Reduktion die bei den jetzigen Ratiten bestehenden Verhältnisse ausgebildet.

Es liegt nun — bei alleiniger Berücksichtigung des Skelets — nahe, daraufhin überhaupt die Carinaten zum Ausgangspunkte zu nehmen und sich vorzustellen, daß derselbe Reduktionsprozeß, der unzweifelhaft zur Bildung von Spheniscus, Ocydromus, Notornis, Didus, Pezophaps, Stringops etc. etc. geführt hat, nur einfach weiterzugehen brauchte [1]), um schließlich die Ratiten zu erzeugen. Die Osteologie der Vögel liefert zwar keinen direkten Beweis für diese Spekulation; sie bietet aber (abgesehen von dem noch nicht ganz zweifellos klargestellten Verhalten des Coracoids bei Struthio) auch nichts dar, was als Gegenbeweis geltend gemacht werden könnte. Wohl aber kann der M. coraco-brachialis externus s. anterior als solcher dienen, indem er bei den Ratiten eine primitive und dabei zugleich ausgedehntere Bildung repräsentiert, die mit vernünftigen Gründen nicht von dem beträchtlich specialisierten Muskel der Carinaten abgeleitet werden kann. Damit aber scheint mir die besondere Stellung der den Carinaten ähnlichen, aber nicht mit ihnen identischen Vorfahren der Ratiten und somit auch der jetzigen Ratiten gegenüber den Carinaten entschieden. Beide, Ratiten und Carinaten, bilden zwei

---

1) Sehr bemerkenswert sind hierbei die des Acrocoracoids nahezu oder ganz entbehrenden Coracoide von Aptornis und Phororhacos.

Gruppen [1]), die allerdings von carinaten-ähnlichen Urformen abstammen, aber bereits in alter paläontologischer Zeit, die einen unter früher Reduktion der bezüglichen Gebilde (Ratiten), die anderen unter höherer Ausbildung und Differenzierung derselben (Carinaten), ihre eigenen Entwickelungswege gegangen sind.

Die allenthalben vorhandenen, namentlich aber bei den Crypturi besonders innig gewordenen Beziehungen des M. coracobrachialis zu dem M. biceps haben nur eine sekundäre Bedeutung. Die Prädilektion für diese Verbindungen deutet aber zugleich auf die nahe Verwandtschaft beider Muskeln hin. Ein besonderer Grund, hierbei Aberrationen des M. biceps anzunehmen, scheint meines Erachtens nicht vorzuliegen.

Was den Vergleich mit Gebilden der menschlichen Anatomie anlangt, so ist der Muskel von den verschiedenen Autoren bald als Deltoides, bald als Supraspinatus oder Infraspinatus, bald als Coraco-brachialis gedeutet worden; auch die ganz indifferente Bezeichnung Scapulo-humeralis wurde gewählt, vielleicht um damit auszudrücken, daß der Muskel ganz und gar eine Bildung sui generis sei. Von diesen Vergleichungen kann ich mich nur der mit dem Coraco-brachialis anschließen, indem die ersteren mir durch die Art der Innervation ohne weiteres ausgeschlossen, die letzterwähnte durch nichts gerechtfertigt erscheint. Die Homologie mit dem M. coraco-brachialis des Menschen ist indessen keine komplette, was auch bereits von anderen Autoren, insbesondere von Rolleston, hervorgehoben worden ist.

10. Coraco-brachialis internus s. posterior (*cbr. p*).

M. tertius alam movens: V. Coster.
M. quartus: Steno (cf. Schöpss).
Petit pectoral, Pectoralis minor, Kleiner Brustmuskel, Pectoralis minimus: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Cuvier, Tiedemann, Heusinger, Carus, L'Herminier, Mayer, Prechtl, Meursinge, Milne-Edwards, Klemm, Jullien, Coues, Watson, Smith.
Rückwärtswender des Oberarmes: Prechtl.
Sterno-coraco-huméral: L'Herminier.
Dritter Brustmuskel (Pectoralis III) oder Hakenarmmuskel (Coraco-brachialis) resp. hinterer Hakenarmmuskel (Coraco-brachialis inferior):

---

1) Mit dem Begriffe „Gruppen“ präjudiziere ich nicht das Mindeste bezüglich der Verwandtschaften Beider untereinander.

Meckel, Schöpss, Retzius, Wagner, Pfeiffer, Nitzsch, Giebel, Rüdinger, Rolleston, Weldon, Shufeldt.

Coraco-brachialis, Coraco-brachial: Reid, Nitzsch, Giebel, Macalister, wahrscheinlich Haughton, Alix, Gervais et Alix, Filhol.

Pectoralis III s. Coraco-brachialis inferior s. Sterno-coraco-brachialis: d'Alton.

Ob Pectoralis minor s. III?: Owen (Apteryx).

Coraco-brachialis inferior: Stannius, T. J. Parker.

Pectoralis III: Gurlt, Perrin, Shufeldt.

Obicalis externus: Sundevall.

Pectoralis minimus s. III: Magnus, Ulrich.

Coraco-brachialis longus: Selenka, Garrod, de Man, Strasser, Haswell, Beddard (1891), Beddard and Mitchell, Mitchell.

Coraco-brachialis internus: Beddard (1884).

Coraco-brachialis internus s. posterior: Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.

Chef coracoïdien de l'obturateur externe thoracique: Sabatier.

Coraco-brachialis externus: Beddard (vor 1890).

Ein bei den Ratiten ziemlich kleiner, bei den Carinaten mittelgroßer bis ziemlich großer Muskel, der von dem hinteren lateralen Teile des Coracoids beginnt und an der Dorsalfläche des Tuberculum mediale des Humerus inseriert.

Er liegt bei den Carinaten direkt unter dem M. pectoralis thoracicus, wobei nicht selten ein Luftbeutel in das lockere Bindegewebe zwischen beiden Muskeln eindringt. Bei den Ratiten wird er größtenteils von den Mm. coraco-brachialis externus und biceps brachii gedeckt, die sich zwischen ihn und den M. pectoralis einschieben; meist deckt hierbei der M. coraco-brachialis externus vorwiegend den lateralen Abschnitt des M. coraco-brachialis internus, während der M. biceps medial weitergreift. Gewöhnlich sind alle 3 Muskeln am Ursprunge miteinander verwachsen. Andererseits deckt der M. coraco-brachialis internus s. posterior namentlich bei guter Entwickelung bei den Carinaten den M. sterno-coracoideus, sowie mit seinem vorderen Bereiche einen Teil des M. subcoracoideus; da, wo sein Ursprung weit auf die Innenfläche des Coracoids übergreift (bei Chunga, Opisthocomus, den Pici), tritt er zu diesen beiden Muskeln in ausgebreitete Nachbarschaft und kann namentlich die vordere Cirkumferenz des M. sterno-coracoideus bis in ihren medialen Bereich umgreifen, damit zugleich zwischen beiden Muskeln eine Scheidewand bildend. Tritt der M. sterno-coracoideus in Rückbildung (Macrochires), so

Digitized by Google

nimmt der M. coraco-brachialis posterior dessen Ursprungsstelle in Besitz. Medial grenzt der Muskel an den lateralen Rand des M. supracoracoideus, wobei von einer ganz innigen Verwachsung beider durch Vermittelung der kräftigen Fascie zwischen ihnen (besonders bei Spheniscus, den Alcidae, Otis, Chunga, Crypturus, den Galliformes und Columbiformes) bis zu einer vollkommenen Trennung und selbst Entfernung (bei gewissen Steganopodes, namentlich Pelecanus, und Bucerotidae) alle Uebergänge zur Beobachtung kommen; im letzteren Falle bleibt der mittlere Teil des Coracoids von diesen Muskeln unbedeckt. Lateral hilft der M. coraco-brachialis posterior die Achselhöhle begrenzen, mitunter (besonders bei Chunga?, einzelnen Anseres, Psophia, Crypturus, und gewissen Galli [Cracidae]) steht hier das Lig. sterno-coraco-scapulare internum (s. sub Anconaeus coracoideus) mit ihm in Zusammenhang. An der Insertion kreuzt der Muskel den M. subcoraco-scapularis und heftet sich gleich distal neben ihm an den Humerus.

Der Ursprung beschränkt sich bei den Ratiten auf den disto-lateralen Rand des Coracoids, wobei er meist etwas auf den angrenzenden Saum der Innenfläche übergreift; er beginnt aber von hier in ziemlicher Breite, bald im Bereiche der distalen $^1/_2$ (Struthio, Rhea), bald näher der Mitte (Casuarius), bald von den proximalen $^2/_3$ derselben (Apteryx). Nur bei Rhea greift er auch mit wenigen Fasern auf den ersten Anfang des Sternums über. — Bei den Carinaten ist der sternale Ursprung meist zu großer Entwickelung gelangt. Der Muskel entspringt hier vom lateralen und distalen Bereiche des Coracoids, sehr oft von dem Lig. sterno-coracoideum (laterale) und der angrenzenden Außenfläche des Sternums; bei vielen Vögeln beginnt er auch von der zwischen ihm und dem M. supracoracoideus befindlichen Fascie, und in einzelnen Fällen kann er auch von der Innenfläche des Coracoids auf die der Membrana coraco-clavicularis und den inneren Vorderrand des Sternums übergreifen. Der coracoidale Ursprung nimmt bei den meisten Vögeln den lateralen Rand und den kleineren lateralen Bereich ($^1/_4$—$^1/_2$) der Außenfläche der hinteren (sternalen) $^2/_5$—$^3/_5$ des Coracoids inkl. Proc. lateralis desselben ein; die mitunter gut ausgeprägte Linea intermuscularis coracoidea externa begrenzt ihn medial gegen den Ursprung des M. supracoracoideus. Ist der Proc. lateralis coracoidei besonders gut entwickelt (vergl. Untersuchungen etc., p. 51 und 52 und Tabelle IX), so gewinnt die von diesem Teile des Coracoids entspringende

Digitized by Google

Abteilung des Muskels eine hervorragende Entfaltung (bei den meisten Coccyges, Galbula, Trogonidae, Upupa, Merops, Eurystomus); gewöhnlich gehen dann auch zahlreiche Fasern von der Membrana paracoracoidea aus. Vereinzelt kann der hintere Teil des Proc. lateralis vom Ursprunge des Muskels frei bleiben (z. B. bei Cygnus). Recht kurz, auf das hintere $^1/_4$—$^1/_3$ des Coracoids beschränkt, entspringt der Muskel bei Phoenicopterus, einzelnen Accipitres, Sula, Fulmarus, Puffinus, Spheniscus, Anous, Geranus, den Macrochires etc.; sehr lang, über die distalen $^2/_3$—$^3/_4$ ausgedehnt, bei vielen Galli und bei Momotus (ind.?). Die Breite des Ursprunges ist, abgesehen von der Entfaltung des Proc. lat., von der Ausbreitung des M. supracoracoideus abhängig: auffallend schmal, meist auf den mäßig breiten lateralen Saum sich beschränkend, beginnt er bei Spheniscus, Crypturus, Corythaix; recht breit, partiell die Breite des coracoidalen Ursprunges des M. supracoracoideus sogar übertreffend, bei Plotus, Puffinus, Crax, Merops und anderen. Alle diese Dimensionen bieten auch innerhalb der Familien (so namentlich bei den Accipitres) einen gewissen Wechsel dar. Bei sehr vielen Vögeln (z. B. bei Platalea, vielen Accipitres, Carbo, den meisten Charadriidae, Crypturus, den Cuculidae, Galbula, den Pici und Passeres etc.) entspringt der Muskel auch von dem lateralen Saume der Innenfläche des Coracoids; dieser innere Ursprung kann bei einzelnen (Chunga, Opisthocomus, den Pici) sehr ansehnlich werden, sich zwischen den nun in ihrer Ausdehnung beschränkten Mm. subcoracoideus und sterno-coracoideus über die ganze Breite der Innenfläche erstrecken und selbst auf den benachbarten Saum der Innenfläche der Membrana coracoclavicularis und den vorderen Rand des Sternums (Labium internum sulci coracoidei, bei den meisten Pici auch Spina externa) übergreifen. Namentlich bei Chunga ist der innere Ursprung des M. coraco-brachialis posterior mächtiger als der äußere. — Von der Außenfläche des Coracoids setzt sich der Ursprung des Muskels auf das Lig. sterno-coracoideum (laterale) und auf die Außenfläche des Sternums fort. Dieser Ursprung kann bei mäßiger und kurzer Ausbildung des Muskels ganz fehlen, so daß dann der Muskel allein vom Coracoid kommt (z. B. bei Botaurus, Nycticorax, den Steganopodes, Puffinus, Fulmarus, den meisten Fulicariae, Ptilinopus, Melopsittacus, Geococcyx [Shufeldt], Galbula, den Pici, Atrichia, vielen Passeres [besonders den Conirostres], Upupa, Eurystomus, Podargus);

Digitized by Google

seltener beschränkt er sich auf das Lig. sterno-coracoideum (z. B. bei einzelnen Ciconiidae und Accipitres, Ocydromus, einigen Columbae, einzelnen Passeres, den Bucerotidae, Steatornis); bei den meisten erstreckt er sich über die Außenfläche des Sternums und den zwischen der Linea m. supracoracoidei und der Linea sterno-coracoidea liegenden Bereich, der oft mit der Linea sterno-coracoidea zusammenfällt, seltener (bei relativ hoher Entwickelung des sternalen Ursprunges des Muskels) auch durch eine besondere Linea m. coraco-brachialis hinten und lateral abgegrenzt wird. Dieser Ursprung erreicht meist keine bedeutende Ausdehnung; bei der höchsten Entfaltung beschränkt er sich auf das vordere $^1/_3$ der sternalen Länge (z. B. bei Tadorna, Spheniscus, Vanellus, Crypturus, Ceriornis, Phaethornis); sehr häufig beginnt er nur vom Anfange des Sternums und zeigt zwischen diesen beiden Extremen selbst innerhalb der Familien (z. B. bei den Anseres, Accipitres, Charadriidae, Galli, Psittaci, Passeres) alle möglichen Uebergänge. Bei Parra erstreckt er sich auch auf die sternalen Enden einiger Sternocostalien. Bemerkenswert sind die Macrochires und Colius; hier, wo der M. sterno-coracoideus in partielle oder totale Rückbildung getreten ist, entspringt der M. coraco-brachialis posterior auch von dem Rande oder von dem Hauptbereiche der Impressio sterno-coracoidea und des Proc. lateralis anterior sterni (Fürbringer, Buri). Endlich kann auch die Fascia intermuscularis zwischen ihm und dem M. supracoracoideus als Ursprungsstelle dienen; das ist namentlich bei den Impennes, den Alcidae, Otis, Chunga, Crypturus, den Galliformes und Columbiformes, zum Teil auch bei den Psittaci u. a. der Fall; bei Crypturus und einzelnen Galli breitet sich der Ursprung sogar auf die den M. supra-coracoideus deckende Fascie aus.

In der Regel entspringt der Muskel fleischig; mitunter beginnen seine hinteren und tieferen Fasern auch zum Teil sehnig.

Vom Ursprunge aus konvergieren die Fasern zu einem mehr oder minder kompakten Muskel, der schließlich in die meist kräftige Endsehne übergeht; dieselbe kreuzt den Endteil des M. subcoraco-scapularis (subcoracoideus) und inseriert distal neben genanntem Muskel an der höchsten Hervorragung des Apex tuberculi medialis und dem Anfange des Crus laterale dieses Höckers des Humerus. In der Regel ist die Endsehne einheitlich; ausnahmsweise (z. B. bei Podiceps) löste sich von derselben ein kleines Fascikel ab, das mehr proximal und ventral am Oberarmknochen inserierte.

Die Größe des M. coraco-brachialis internus s. posterior ist bei den Ratiten unbeträchtlich und in der Regel geringer als die des M. coraco-brachialis externus; am schwächsten zeigt sich der Muskel bei Apteryx, relativ am besten bei Struthio entwickelt. Bei Casuarius (ind.?) war er zu einem Bindegewebsbündel zurückgebildet, das keine muskulösen Elemente mehr darbot. Bei den Carinaten ist der Muskel ansehnlicher und übertrifft den M. coraco-brachialis anterior, der sich hier weit von ihm entfernt hat (cf. p. 454), meist um ein Beträchtliches an Entwickelung. Eine relativ geringere Größe wurde namentlich bei Cygnus, Phoenicopterus, Sula, Pelecanus, eine recht ansehnliche bis sehr ansehnliche bei Spheniscus, Otis, Chunga, Crypturus, den Galliformes, einzelnen Pici, Colius, Eurystomus, Podargus u. A. gefunden. Zwischen diesen Extremen zeigte sich auch innerhalb der Familien (besonders bei Steganopodes und Passeres) eine große Mannigfaltigkeit (s. Untersuchungen etc., p. 499 f.).

Mitunter bietet der Muskel eine Sonderung in Abteilungen dar. Bei Struthio fand sich eine partielle Spaltung in einen größeren oberflächlichen und einen kleineren tiefen Ursprungszipfel, zwischen welche der Anfang des M. sterno-coracoideus eingriff. Bei Buteo bildet der vom Innensaume des Coracoids kommende Teil ein besonderes Bündel. In größerer Verbreitung (bei den Anseres, den meisten Charadriidae, Otis) zeigt sich eine Sonderung in eine oberflächliche und mediale und eine tiefe und laterale Partie; erstere bildet den größeren Teil des Muskels und beginnt fleischig von dem mittleren Bereiche der Außenfläche des Coracoids, von dem Lig. sterno-coracoideum, sowie von dem Sternum, letztere ist kleiner und entspringt fleischig-sehnig von dem Proc. lateralis des Coracoids. Innerhalb der genannten Familien zeigen sich alle möglichen Stadien von einer kaum angedeuteten (z. B. bei Chionis) bis zu einer sehr deutlich entfalteten Sonderung (z. B. bei Parra). Auch bei Cypselus und den Picidae beschreibt Burr eine verschieden ausgeprägte Spaltung in einen lateralen und medialen Teil resp. Kopf.

Innerviert durch den N. coraco-brachialis posterior s. internus, der den Muskel von der Innenseite her versorgt. Auch bei Casuarius konnte er noch als ein minimaler, nur noch den bindegewebigen Rest des Muskels versorgender Faden nachgewiesen werden.

Der M. coraco-brachialis internus s. posterior ist eine Bildung sui generis, die bei keinem der bisher untersuchten Reptilien ein

vollkommenes Homologon findet. Die Lacertilier, Sphenodon und die Krokodilier bieten nichts dar, was ihm direkt vergleichbar wäre; die Chelonier besitzen in dem M. coraco-brachialis internus (cf. Schultermuskeln, II, p. 260 f.) ein Gebilde, das nach Ursprung, Insertion und Innervation viele Uebereinstimmung mit dem Muskel der Vögel darbietet, aber nach Lage zu dem N. brachialis inferior davon abweicht. Letztere Differenz schließt eine komplette Homologie aus, hindert aber nicht, für die Muskeln beider Sauropsiden-Abteilungen einen gemeinsamen Ausgangspunkt anzunehmen, und zwar als solchen einen von dem N. brachialis longus inferior durchbohrten Muskel, dessen ventrale Fasern unter Reduktion der dorsalen sich bei den Vögeln höher entfalteten, während bei den Cheloniern im Gegensatze dazu die dorsalen unter gleichzeitigem Schwunde der ventralen sich mächtiger ausbildeten. Jedenfalls bildet die Unmöglichkeit, diesen Vogelmuskel zu irgend einer bekannten Abteilung der Reptilien, auch der primitivsten (Lacertilier, Rhynchocephalier), in nähere Beziehung zu bringen, ein nicht zu unterschätzendes Moment für die sehr tiefe und selbständige Abzweigung der Vögel von dem primitiven Sauropsiden-Stamme.

Daß der nie fehlende coracoidale Ursprung des Muskels der Vögel sich als primitiverer Teil darstellt, der sternale dagegen erst einem sekundären Weitergreifen des Muskelursprunges seine Entstehung verdankt, unterliegt keinem Zweifel. Es finden sich somit hier Verhältnisse, die mit den bei dem M. supracoracoideus beobachteten einige Analogie darbieten. Die alte Bezeichnung Pectoralis III bringt diese Aehnlichkeit und die Beziehung zu dem Sternum zum Ausdruck, besitzt aber natürlich keinen morphologischen Wert. Welcher Teil des Coracoids im speciellen den primitiven Ausgangspunkt gebildet haben mag, entzieht sich einer genaueren Darlegung und sicheren Beweisführung; doch wird man mit großer Wahrscheinlichkeit an den lateralen Rand und die benachbarten Säume der Innen- und Außenfläche, also an die Stellen, von welchen auch bei Lacertiliern und bei Sphenodon der caudale Abschnitt des M. coraco-brachialis (brevis und longus) entspringt, zu denken haben. Von da aus hat sich der Muskel medialwärts und distalwärts weiter ausgedehnt und hat zugleich den wesentlichsten Anstoß zur Ausbildung des Proc. lateralis des Coracoids gegeben.

Was den Vergleich mit Bildungen der menschlichen Anatomie anlangt, so ist eine ganz allgemeine Homologie mit dem menschlichen Coraco-brachialis anzunehmen. Die meisten Autoren haben

Digitized by Google

diese Zugehörigkeit auch richtig erkannt; einzelne dagegen rechneten den Muskel zu den Mm. pectorales, indem sie auf den sternalen Ursprung zu viel Gewicht legten, noch andere (z. B. namentlich ALIX) haben an eine Beziehung zu dem Subscapularis gedacht, welche indessen, so sehr auch die Insertion dazu verlocken mag, durch die Art der Innervation ausgeschlossen wird.

II. Biceps (brachii) (*b, bic*).

Der M. biceps repräsentiert einen an der Ventralfläche des Oberarmes verlaufenden Muskel, der sich vom Brustgürtel und mitunter Humerus zum Vorderarm erstreckt. Zu diesem M. biceps brachii kommt bei einer Anzahl von Vögeln noch eine nach dem Propatagium gehende Aberration desselben, M. biceps propatagialis, hinzu, die bei gewissen Vertretern zu einer größeren Selbständigkeit gegenüber dem eigentlichen M. biceps brachii gelangt ist[1]).

a) Biceps brachii (*b, bic*).

Mm. secundus et tertius ulnam moventes: ALDROVANDI, STENO.

Biceps, zweiköpfiger Muskel, Biceps brachii, Biceps brachial, Biceps humeri: VICQ D'AZYR, WIEDEMANN, TIEDEMANN, HEUSINGER, CARUS, L'HERMINIER, LAUTH, D'ALTON, MAYER, WAGNER, PRECHTL, GURLT, MEURSINGE, PFEIFFER, NITZSCH, GIEBEL, KLEMM, MACALISTER, HAUGHTON, MILNE-EDWARDS, ROLLESTON, RÜDINGER, SELENKA, GARROD, DE MAN, ALIX, ULRICH, STRASSER, FÜRBRINGER, SABATIER, FORBES, WELDON, GADOW, BEDDARD, FILHOL, SHUFELDT, T. J. PARKER, BEDDARD and MITCHELL, MITCHELL, BEDDARD, BURI.

Zusammenleger des Flügels und Anzieher des Armes: MERREM.

---

1) Hier sei auch der von BEDDARD bei Rhinochetus (Proc. Zool. Soc., 1891, p. 13, 14) gefundene und abgebildete Muskel erwähnt, den er „Accessory biceps" nennt. Derselbe entspringt vom Radius direkt unter der Insertion des M. deltoides major, verläuft lateral von dem N. radialis nach dem Radius zu, wobei seine Fasern konvergieren und in eine Sehne übergehen, deren genauere Insertion von BEDDARD nicht eruiert werden konnte. — Es ist schwer, über einen nach Innervierung und Insertion unvollkommen bekannten Muskel zu urteilen; die Lage zu dem N. radialis schließt indessen direkte Beziehungen zu dem Biceps brachii aus und läßt weit mehr an eine Zugehörigkeit zum Deltoides- oder Supinatoren-System denken (siehe auch sub Deltoides).

Digitized by Google

Long fléchisseur de l'avant-bras, langer (stärkster) Beuger des Vorderarmes: Cuvier, Meckel.
Langer Beuger des Vorderarmes (Flexor antebrachii longus) oder zweiköpfiger Armmuskel (Biceps brachii): Schöpss, Sundevall.
Vector brachii: Sundevall.
Wahrscheinlich Tensor plicae alaris: Owen.
Biceps flexor cubiti: Coues, Perrin, Haswell.

Der M. biceps brachii stellt einen verschieden starken, langen und zweigelenkigen Muskel vor, der, von dem Coraco id ausgehend längs der Ventralseite des Schultergelenkes, des Humerus und des Ellenbogengelenkes verläuft und in der Regel an den beiden Vorderarmknochen endet. — Den Impennes fehlt er.

Bei den Ratiten entspringt er meist in größerer Ausdehnung vom Coracoid, bei den Carinaten dagegen in der Hauptsache nur von dem acrocoracoidalen Bereiche desselben; dazu kommt aber bei letzteren nicht selten ein vom Tuberculum mediale ausgehender humeraler Ursprung. — In seinem proximalen Bereiche wird der M. biceps brachii von dem M. pectoralis gedeckt und deckt andererseits sehr oft den M. coraco-brachialis anterior ganz oder teilweise. Mit beiden Muskeln kann seine Ursprungssehne verwachsen sein: mit letzterem an ihrem ersten Anfange, mit ersterem im weiteren Verlaufe. Die Verbindung mit dem M. pectoralis ist für gewisse Abteilungen (s. p. 425) charakteristisch; namentlich bei Sula wird sie sehr innig und erweckt den Eindruck eines partiellen Ursprunges des Biceps vom Pectoralis. Im weiteren Verlaufe am Oberarm liegt der Muskel direkt unter der Haut, falls er nicht zum Teil durch einen M. biceps propatagialis gedeckt wird. Mitunter (z. B. bei Rhea, Casuarius, Chauna, den meisten Anseres, Colymbus, den Ciconiidae etc.) schließen sich aus dem insertiven Bereiche des M. pectoralis hervorgehende Sehnenfascikel (cf. p. 425, 426) seiner Oberfläche resp. seiner oberflächlichen Fascie an, wobei sie (namentlich bei Rhea) eine ganz ansehnliche Scheide des M. biceps bilden können. Hierbei liegt der Muskel in der Regel direkt der ventralen resp. medio-ventralen Fläche des Humerus auf, kann aber auch bei größerer Breitenentfaltung im proximalen Bereiche den Anfang des M. anconaeus humeralis medial decken. Mit seinem distalen Ende verläuft er an der lateralen Seite des M. brachialis inferior vorbei und senkt sich dann zwischen die Beuge- und Streckmuskulatur am Vorderarme in die Tiefe, um hier an Radius und Ulna zu enden.

Digitized by Google

Der Ursprung des Muskels beginnt bei den Ratiten vom disto-lateralen Rande resp. Saume des Coracoid in einer verschieden langen Strecke, die sich bald auf die Spina coracoidea und den disto-medial an sie anschließenden Bereich beschränkt (Struthio, Apteryx) oder disto-medial bis zur Mitte des Coracoids (Casuarius) oder bis zum disto-medialen $^1/_4$ sich ausdehnt (Rhea, Fig. 239); bei letzterer greift er selbst auf den Proc. lateralis anterior des Sternum (*b.st*) über. Damit tritt Rhea in einen sehr markanten Gegensatz zu Struthio und kennzeichnet sich zugleich als den Vogel mit dem am meisten ausgedehnten Ursprunge des M. biceps[1]). Der Ursprung findet vorn immer mit einer ziemlich langen Sehne, hinten mit einer kürzeren Aponeurose statt; die sternalen Fasern von Rhea beginnen sehnig-muskulös und deuten auch damit an, daß sie jüngeren Datums sind.

Bei den Carinaten konzentriert sich der coracoidale Ursprung, Caput coracoideum (×, *b.cr*), auf das mächtig entfaltete Acrocoracoid, von dessen ventralem resp. medialem Bereiche, medial resp. oberflächlich von dem Ursprunge des M. coraco-brachialis anterior, er ausgeht. Ist die Ursprungssehne schmal (z. B. bei den meisten Tubinares [Fig. 249, 250], den Alcidae, Rhynchaea, Chionis, Parra [Fig. 248], Hemipodius, den Macrochires), so beginnt sie allein von diesem Skeletteile; häufiger, bei breiterer Ausbildung, greift der Ursprung dagegen auch in verschiedener Ausdehnung auf das Lig. acrocoraco-humerale über und kann so, der Bahn dieses Bandes folgend, bis in den Bereich des Tuberculum mediale humeri gelangen (z. B. bei Chunga, Grus, Fulica, vielen Galli, Opisthocomus, Columbiformes etc.). Zu diesem Ursprunge kommt bei der Mehrzahl der Vögel eine Ankerung (*αν*) von der dorso-medialen Cirkumferenz des genannten Tuberculum, die in ihrer Existenz und Ausbildung einen großen Wechsel darbietet. Colymbus, Plotus, den Tubinares, den Alcidae, Rhynchaea, Rhynchops (Beddard), Chionis, Parra (Fig. 248), Hemipodius, vielen Galli, den Trochilidae (Buri) etc. fehlend, zeigt sie eine nur schwache Entwickelung bei Catharista, Rhinochetus (Beddard), vielen Galli, Pterocles, den meisten Columbae, mehreren Psittaci (Fig. 240), den meisten Pici, Atrichia, den meisten Passeres, Cypselidae, den Alcedinidae und Meropidae, gewinnt bei der Mehrzahl der Anseres, bei Phoenicopterus, den Falconidae, Didun-

1) Von mir 1888 ausführlich hervorgehoben. Später auch von Beddard (1898) besonders betont.

culus, Goura, einzelnen Psittaci, den Coccyges, Galbulae, Colii, Trogones, Bucerotes (Fig. 241) und Coraciiformes eine ansehnlichere Entfaltung und kann schließlich unter successiver Aenderung der Richtung der Sehnenfasern und weiterer Verstärkung zu einer wirklichen humeralen Ursprungssehne, Caput humerale (><, *b.h*), sich ausbilden. Zahlreiche Uebergänge vermitteln alle diese verschiedenen Stadien. — Coracoidaler und humeraler Kopf bilden meist eine einheitliche Masse, mitunter sind aber auch beide von Anfang an mehr oder minder deutlich separiert (z. B. bei Palamedea [Beddard and Mitchell], den Ardeidae, Diomedeinae [Forbes, Fig. 250], Laridae [Fig. 242, 243], Rhinochetus [Beddard], Fulicariae [Fig. 247]; nicht selten findet sich auch eine Sonderung des Ursprunges in einen lateralen coracoidalen (*b.cr.*) und in einen medialen coraco-humeralen Kopf (*b.h* + *b.cr.*,) z. B. bei Podiceps, den meisten Steganopodes [Fig. 245, 246], den Oceanitinae [Forbes], einigen Charadriidae, Psophia, Geranus, Aramus). Hierbei können beide Ursprünge nur unvollständig getrennt sein (z. B. bei den Ardeidae, Phaethon [Beddard], Carbo [Fig. 244], Himantopus, Geranus, Psophia und einigen Fulicariae), oder sie sind gesondert, aber liegen nebeneinander (z. B. bei Podiceps, Pelecanus [Fig. 245], den Oceanitidae [Forbes], Aramus, mehreren Fulicariae), oder sie verlaufen endlich vollkommen entfernt voneinander (z. B. bei Sula, Fregata [Fig. 246], Diomedeinae [Forbes, Fig. 250] Laridae [Fig. 242, 243]). Der Ursprung von dem Acrocoracoid und dem Lig. acrocoraco-humerale beginnt meist mit langer Sehne, der vom Humerus kurz-sehnig oder sehnig-muskulös. — Ein schmaler Ursprung kennzeichnet unter anderen Struthio, die meisten Tubinares, Alca, die Laridae, Apteryx, die Macrochires, ein breiter bis sehr breiter die Accipitres, Otis, Eurypyga, die Gruidae, Chunga, Crypturus, die Galli, Columbae, Psittaci und die meisten Coracornithes. Gewöhnlich ist der coracoidale Kopf größer als der humerale, seltener (z. B. Tubinares) findet das Gegenteil statt. — Durch die innige Verbindung der Ursprungssehne des M. biceps mit der Insertionssehne des M. pectoralis bei Sula kann auch ein partieller Ursprung von der Pectoralis-Sehne vorgetäuscht werden. — Einmal, bei Talegalla, wurde ein Caput III humerale beobachtet, das von der Mitte der Ventralfläche des Humerus ausging. Dem nahe verwandten Megacephalon fehlte es.

Die Ursprungssehne (resp. die Sehnen) geht früher oder später, meist noch in der Höhe des Proc. lateralis humeri, in den

Muskelbauch über, der am Anfange seine größte Stärke besitzt und sich distalwärts spindelförmig verjüngt, um sich in die Insertionssehne fortzusetzen. Je nach der Entfaltung des Muskels findet dieser Uebergang der Ursprungssehne in den Muskelbauch früher oder später statt; ein besonders später Uebergang kennzeichnet unter anderen Plotus, Sula, die Alcidae, Apteryx, Macrochires etc. Mitunter ist der Muskelbauch durchweg muskulös, häufiger zeigt seine Oberfläche in geringerer oder größerer Ausdehnung aponeurotische Struktur; letztere wiegt namentlich da vor, wo die oben erwähnten Fascikel des M. pectoralis an ihn herangehen. Nach und nach nimmt die oberflächliche Aponeurose auf Kosten der inneren Muskelmassen mehr und mehr die Ueberhand, bis sich schließlich die Muskulatur vollständig erschöpft hat und die Insertionssehne rein auftritt. Bei schwächeren Muskeln geschieht diese Fortsetzung in die Endsehne meist frühzeitig, mitunter noch vor der Mitte des Humerus (z. B. bei mehreren Tubinares, Larus, sowie bei dem humeralen Kopfe von Sula, Pelecanus, Fregata und Anous), bei stärkeren hingegen viel später, nicht selten erst am Ende des Humerus (z. B. bei Catharista, Fulica, einzelnen Galli, den meisten Columbae, Trogones, vielen Halcyones, Todi, Caprimulgi) oder selbst in der Höhe des Ellenbogengelenkes (z. B. bei Chunga, Opisthocomus, Atrichia, Upupa etc.).

Die dementsprechend längere oder kürzere Insertionssehne spaltet sich in der Regel in zwei Zipfel, von denen der laterale (*b. r*) an dem proximalen Teile des Radius, der mediale (*b. u*) an dem Anfange der Beugefläche der Ulna sich anheftet; beide Stellen sind meist durch Tuberositäten gekennzeichnet. Vereinzelt bei stark reduziertem Muskel (bei Apteryx, Fulmarus, Collocalia) wurde der ulnare vermißt. Beide Sehnenzipfel sind in der Regel nahezu gleich lang, können aber auch mitunter (namentlich unter anderen bei Alca, einigen Charadriidae etc.) beträchtlicher differieren; meist ist hierbei der radiale der kürzere Zipfel. Uebrigens ist die Länge beider einem großen Wechsel unterworfen: sehr kurz wurden die Zipfel unter anderen bei den Ratitae, den Colymbo-Podicipedes, Carbo, Pelecanus, Fulmarus, Parra, mehreren Fulicariae, Talegalla, Atrichia, recht lang dagegen bei Chauna, Palamedea (Beddard and Mitchell), mehreren Anseres, den meisten Falconidae, Fregata, Eurypyga, Dendrochelidon, Alcedo, Merops, Eurystomus, Podargus und den Striges gefunden. Zwischen beiden Extremen waren selbst innerhalb gewisser Familien (z. B. bei den Steganopodes und Galli) weitgehende Vari-

ierungen zu konstatieren; bei anderen kamen gleichmäßigere Beziehungen zur Beobachtung. Bei einer Anzahl von Vögeln (Cygnus, Pelargo-Herodii, Laridae [Fig. 242, 243], meiste Charadriidae [exkl. Parra], Grus, Columbiformes, Psittaci, Corythaix, Halcyoninae, Caprimulgus etc.) beginnt die Spaltung bereits innerhalb des Muskelbauches, der somit ein M. bicaudatus wird. Hier, wie überhaupt bei langen Sehnenzipfeln, ist dann deutlich zu sehen, daß die an der Ulna inserierende Sehne hauptsächlich dem lateralen (coracoidalen) Bereiche des M. biceps entstammt, die an den Radius gehende mit dem Hauptteile aus dem medialen (coracohumeralen oder humeralen) und nur mit einem kleineren Teile aus dem lateralen Abschnitte des Muskels entsteht; erstere kreuzt hierbei mehr oder minder deutlich die letztere, indem sie mit einer oberflächlichen und gestreckten Spirale sich um sie herumwindet. Bei den genannten Schwimm- und Sumpfvögeln ist die Spaltung meist deutlicher und frühzeitiger als bei den anderen, wodurch der M. biceps, namentlich wenn er auch mit getrennten Köpfen entsteht, sehr viel von seiner Kompaktheit verliert; insbesondere bei den Laridae zeigt sich dieser Zerfall sehr ausgesprochen. Mitunter kann auch der radiale oder ulnare Sehnenzipfel sich verdoppeln (ersteres bei Fulicaria, Eurystomus, Buceros, Grallaria; letzteres bei Dendrochelidon), so daß der M. biceps mit 3 Zipfeln inseriert. Andererseits kommen auch partielle Zusammenhänge resp. unvollkommene Trennungen der Endzipfel zur Beobachtung (z. B. bei einigen Fulicariae, Indicator). — Die gegenseitige Stärke der beiden Insertionsenden wechselt beträchtlich. Bei der Mehrzahl der untersuchten Vögel (exkl. die Passeres) überwiegt die radiale Sehne um ein Mäßiges, mitunter (bei Struthio, Cygnus, Plotus, Himantopus, einigen Columbae und Psittaci, Phaethornis) um ein Beträchtliches; bei mehreren Vögeln wurden beide Zipfel von ungefähr gleicher Stärke gefunden; bei einer dritten Gruppe (Fregata, Aramus, Chunga, den meisten Fulicariae, den Megapodii, Atrichia, den Passeres, Upupa, Eurystomus, Steatornis, Caprimulgus) endlich ist die ulnare Sehne die stärkere und kann, namentlich bei den Passeres, die radiale um das 2—6-fache übertreffen.

Hier und da wurden auch Aberrationen an die Kapsel des Ellenbogengelenkes beobachtet; ebenso partielle Insertionen an die ulnare Vorderarmfascie (Aponeurosis bicipitalis, unter anderen bei Struthio, mehreren Tubinares [Forbes], Crypturus).

Die Stärke des M. biceps brachii zeigt von einer sehr kräf-

tigen Entfaltung bis zu einer minimalen Ausbildung alle Uebergänge. Das erstere Extrem (ein kräftiger bis sehr kräftiger Muskel) kennzeichnet die Falconidae, die meisten Charadriidae, Chunga, viele Galli, Opisthocomus, die meisten Columbae, Coccyges, mehrere Pici, viele Passeres, Colius, die Trogonidae, viele Halcyoniformes, Todi und Coraciiformes etc.; das letztere (ein schwacher bis sehr schwacher Muskel) dagegen die Ratitae, Cygnus, Colymbus, Steganopodes, die Tubinares, Alca, Laridae, Parra, Hemipodius, die Macrochires; namentlich bei Apteryx und den meisten Tubinares bietet der Muskel eine nur minimale Entwickelung dar, die zu dem völligen Schwunde bei den Impennes überleitet. Auch innerhalb der Familien (insbesondere bei den Accipitres, Charadriidae und Passeres) ist ein gewisser, systematisch nicht unbedeutsamer Wechsel zu konstatieren. — Hinsichtlich dieser verschiedenen Größe ist phylogenetisch der Ausgangspunkt von einem kräftig entwickelten Muskel zu nehmen, der in relativ wenig Fällen zu einer sehr beträchtlichen Größe anwuchs, bei vielen Vögeln dagegen einem Reduktionsprozesse unterlag, der successive bis zum völligen Schwunde (bei den Impennes) führte.

Die Vorkommnisse, wo — abgesehen vom M. biceps propatagialis — ein Zerfall des Muskels zur Beobachtung kommt, wurden bereits oben (p. 468 f., 471) besprochen. Dieser Zerfall kann von oben her durch Spaltung des Ursprunges und von unten her durch Spaltung der Insertion eingeleitet werden, und führt namentlich bei den Steganopodes, Tubinares und Laridae (Fig. 242—246, 250) zu einer tiefgehenden Sonderung des Muskels. Da jedoch die originale und insertive Spaltung einander nicht genau entsprechen, kommt es hierbei nicht zu einer völligen Trennung des Muskels.

Die Innervation erfolgt meist durch 1, mitunter auch durch 2—3 Nn. bicipites, die von dem Medialsaume der Innenfläche her in den Muskel eindringen.

Der Biceps brachii entspricht dem gleichnamigen Muskel der Lacertilier und Krokodilier (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 723 f., 759 f. und 793; IV, 1900, p. 421 f., 451 f. und 505 f.) und zwar am meisten denjenigen höheren Formen desselben (Iguanidae, mehrere Agamidae, Heloderma, Uroplates, Chamaeleontidae, Crocodilia), welche unter Reduktion des proximalen Muskelbauches sehnig von dem Coracoid entspringen; die Krokodilier mit ihrem nach vorn gerückten Biceps-Ursprunge bieten hierbei eine besonders nahe Parallele dar, die aber keine intimere Verwandtschaft, sondern im wesentlichen nur die relativ hohe Stellung beider

Digitized by Google

und eine damit zusammenhängende Konvergenz-Analogie bekundet. Das Verhalten des humeralen Muskelbauches, die doppelte Insertion an Radius und Ulna, die gelegentliche Aberration an die Ulnarfascie des Vorderarmes und die Innervation teilt der M. biceps brachii ebenfalls mit Lacertiliern und Krokodiliern.

Auch hier ist der Gegensatz in der Anordnung des Ursprunges bei den Ratiten und bei den Carinaten von Interesse und bildet eine Parallele zu dem oben (p. 458) besprochenen Verhalten des M. coraco-brachialis externus s. anterior. Wie dort repräsentiert auch hier die größere Ausbreitung des coracoidalen Ursprunges bei den Ratiten das primitivere, die Retraktion auf das Acrocoracoid bei den Carinaten das sekundäre Verhalten. Der humerale Ursprung hat sich bei den Carinaten erst accessorisch aus einer Ankerung herausgebildet [1]); er fehlt bei den Ratiten, wobei allerdings nicht sicher auszumachen ist, ob dieser Mangel ein primärer oder ein erst durch sekundäre Verkümmerung entstandener ist.

Mit dem Biceps brachii der menschlichen Anatomie besteht eine allgemeine Homologie, die von sämtlichen Autoren erkannt worden ist; eine komplette Homologie wird durch zahlreiche Abweichungen des Ursprunges, der Zusammensetzung und der Insertion ausgeschlossen. Die nächsten Beziehungen bestehen zu dem Caput longum des menschlichen Biceps, das in einer mit den Vögeln in der Hauptsache übereinstimmenden Weise am Humerus verläuft und erst innerhalb der Reihe der Säugetiere in die Höhle des Schultergelenkes eingewandert ist. Das Caput breve des Biceps der Säuger stellt eine von dem M. coraco-brachialis derselben ableitbare sekundäre Differenzierung vor. Etwas dem Caput humerale der Vögel direkt Vergleichbares fehlt dem menschlichen Biceps, denn die hier zu beobachtenden humeralen Köpfe sind innerhalb des Säugetierstammes und auf andere Weise als das Caput humerale der Vögel entstandene Bildungen; das bei Talegalla zu beobachtende Caput III humerale zeigt eine zufällige Aehnlichkeit mit der gleichnamigen Bildung bei den Säugetieren.

b) Biceps propatagialis (*b. pt, bic. pt*).

Petit extenseur de la membrane antérieure de l'aile: Vicq d'Azyr.

1) Danach sind die Vorkommnisse, wo nur ein coracoidaler Ursprung des M. biceps vorhanden ist, als die primitiveren zu beurteilen, nicht aber (wie dies Beddard, Aechmophorus, 1896, anzunehmen scheint) als sekundäre, durch Rückbildung eines ursprünglich vorhandenen humeralen Kopfes entstandene.

Digitized by Google

Vom Biceps kommender Kopf (Anteil, Bündel, Sektor) des Tensor membranae (plicae) anterioris alae (alaris): Wiedemann, Meckel, Lauth, Rüdinger.

Dritter vom langen Kopf des Biceps entstehender Kopf des langen Muskels der vorderen Flügelfalte: Schöpss.

Teil der zweiten Portion des Tensor membranae alaris superior s. cubitalis: Meyer.

Accessorisk muskel, som utgår från Vector (Biceps) brachii till Tensor praealaris: Sundevall.

Communicans patagii (humero-radialis): Nitzsch-Giebel.

Vom Biceps abgegebener Muskelbauch des Tensor longus patagii membranae anterioris alae: Selenka.

Biceps addition to the Extensor longus alaris: Perrin.

Biceps slip to the Patagium: Garrod, Forbes, Beddard, Shufeldt.

Faisceau qui fortifie le tenseur marginal de la membrane antérieure de l'aile et qui se détache du biceps: Alix.

Tensor accessorius (Offset of the biceps): Haswell.

Biceps propatagialis, Pars propatagialis des M. biceps: Fürbringer, Gadow, Buri.

Faisceau musculaire du biceps brachial au tenseur marginal: Bucher.

Slip from the M. biceps to the M. propatagialis (longus et brevis): Newton-Gadow.

Biceps patagialis: Beddard and Mitchell, Mitchell.

Der M. biceps propatagialis repräsentiert eine kleine bis mäßig große, oberflächliche Aberration des M. biceps brachii an das Propatagium und namentlich an die in demselben verlaufende marginale Sehne des Propatagialis longus, die meist noch mit dem proximalen Abschnitte dieses Muskels in mehr oder minder direkter Verbindung steht, bei gewissen Vögeln aber (besonders bei den meisten Tubinares, Rhynchaea, Parra, den Columbae) eine größere bis vollkommene Selbständigkeit diesem gegenüber gewinnt. In diesen letzteren Fällen wird die Zugehörigkeit zum M. biceps nur durch den Vergleich mit verwandten, minder selbständigen Formen und durch die Innervation erkannt.

Der M. biceps propatagialis kommt nur einer beschränkten Anzahl von Vögeln zu; ganzen Gruppen und einzelnen Vertretern derselben fehlt er, so den Ratiten, Chauna, Palamedea (Beddard und Mitchell), Ciconia, den Ardeidae, Accipitres, Pelecanus und

Fregata [1]), Oceanitidae (?, FORBES), Impennes, Otis, Rhinochetus (BEDDARD) [2]), Cariama (BEDDARD) und Chunga (FÜRBRINGER, BEDDARD), Hemipodius, Crypturus, Argus, Meleagris, Megacephalon, Talegalla, Crax, den Psittaci und meisten Coracornithes [exkl. Colius (FÜRBRINGER, BEDDARD, BURI), Bucorvus abyssinicus (BEDDARD) [3]) und die Caprimulgidae [4])]. Damit gewinnt seine Existenz eine gewisse systematische Bedeutung, die aber nicht überschätzt werden darf.

Der Ursprung resp. die Ablösung des Muskels von der Oberfläche des M. biceps brachii erfolgt bei noch unvollkommener Selbständigkeit von dem Anfange des Muskelbauches des letzteren; in einzelnen Fällen läßt er sich auch bis zu dessen Ursprungssehne verfolgen. Die Stelle der Ablösung wird in den meisten Fällen von dem distalen Bereiche des Insertionsteiles des M. pectoralis bedeckt; minder häufig findet sie sich in der Höhe des distalen Randes dieses Muskels, noch seltener (z. B. bei Colymbus, Caprimulgidae) erst distal von demselben. Und zwar kann hierbei der M. biceps propatagialis bald vorwiegend oder ausschließlich von dem medialen (humeralen) Bereiche des M. biceps brachii (z. B. bei den Laridae [Fig. 242, 243], Vanellus, Charadrius, Aramus, Geranus, Psophia, vielen Fulicariae [Fig. 247]), bald vornehmlich von dessen lateralem (coracoidalem) Kopfe (bei den Anseres [Fig. 206], Phoenicopterus, Plotus, Carbo, den Diomedeinae [FORBES, Fig. 250], Chionis, den bezüglichen Galli, Pterocles, Colius etc.), bald von der Mitte, dem lateralen und medialen Bereiche ungefähr zu gleichen Teilen angehörend (z. B. bei Threskiornis, Platalea, Himantopus, Numenius, Eurypyga etc.), abgehen. Beide Muskeln können hierbei am Anfange noch vollkommen verbunden sein (z. B. bei einigen Fulicariae); meist zeigt sich eine mehr entwickelte Trennung, so daß der M. biceps propatagialis mit einigermaßen distinktem sehnig-muskulösen oder rein aponeurotischen Ursprunge oder mit einer undeutlichen Anfangssehne von der Oberfläche des M. biceps brachii entsteht;

---

1) Bei den anderen Steganopodes (Phaethon, cf. BEDDARD, Sula, Plotus und Carbo) dagegen vorhanden.

2) Bei Rhinochetus, wie es scheint, individuell wechselnd. GARROD fand ihn, BEDDARD vermißte ihn.

3) Hier bei Bucorvus abyssinicus in Gestalt eines sehnigen, zu dem Propatagialis brevis gehenden Zipfels.

4) Bei den den Caprimulgidae verwandten Steatornithidae und Podargidae fehlt er dagegen.

Digitized by Google

letzteres ist z. B. der Fall bei den Colymbidae, Sula, Alca, Opisthocomus etc. Damit ist der Uebergang zu einer vollkommen selbständigen Ausbildung des Muskels gegeben, wie sie die Columbae darbieten, bei denen der Muskelbauch des Biceps propatagialis völlig von dem des Biceps brachii entfernt ist und nur noch durch eine dünne und lange Aponeurose oder eine schlanke Sehne damit zusammenhängt. Eine andere Art von Selbständigkeit bieten die meisten Tubinares (Fig. 249, exkl. die Diomedeinae und Oceanitidae [Forbes]), Rhynchaea und Parra (Fig. 248) dar, bei denen der M. biceps propatagialis ganz getrennt von dem rein acrocoracoidal entspringenden M. biceps brachii von dem Tuberculum mediale des Humerus beginnt, also von oder nahe derselben Stelle, an welcher bei anderen Vögeln der M. biceps brachii ankert oder mit einem humeralen Kopfe ausgeht (s. p. 469) und damit diesen humeralen Kopf zu ersetzen scheint. Eine Erklärung dieses bemerkenswerten Befundes wird durch die Anordnung bei den verwandten Laridae (Fig. 242, 243) gegeben, bei welchen der humerale Kopf des Biceps brachii (*b. h*) zugleich den Biceps propatagialis (*b. pt*) absendet und dabei selbst einer (namentlich bei Anous ziemlich weit vorgeschrittenen) Rückbildung verfällt; bei vollkommener Reduktion kommt dann das bei den Tubinares und den genannten Charadriidae beobachtete Verhalten zur Erscheinung.

Die Insertion des Muskels findet meist an den festeren Sehnenzügen des Propatagium statt, und zwar wird vor allem die Sehne des Propatagialis longus bevorzugt; seltener endet der Biceps propatagialis vorwiegend an der Sehne des Propatagialis brevis (z. B. bei Alca [Fürbringer], Bucorvus abyssinicus [Beddard]) oder verliert sich hauptsächlich mit ausstrahlenden Faserzügen in dem zwischen beiden Sehnen befindlichen Bindegewebe des Propatagium (z. B. bei Colymbus, Carbo, Podica [Beddard], Heliornis [Beddard], Pterocles etc.), wobei er hier partiell verstärkte Sehnenzüge heranzüchten kann. Die Anheftung an die Sehne des Propatagialis longus kann vor dem Beginne der Elastik derselben stattfinden (z. B. bei Puffinus, Rhynchaea, Parra, Caprimulgus) oder auch erst jenseits derselben (z. B. bei mehreren Fulicariae und Colius); bei den meisten Vögeln heftet sich die Endsehne an die Elastik selbst an, wobei sie oft (insbesondere bei einigen Charadriidae, Galli, Opisthocomus etc.) erst eine Zeit lang parallel zu ihr verlaufen kann, ehe sie sich mit ihr verbindet. Häufig enden nicht alle Fasern an dem Propatagialis longus

Digitized by Google

sondern aberrieren auch zum Teil an dem Propatagialis brevis (z. B. bei Carbo, Perdix) oder an den dünneren Stellen des Propatagium (unter anderen bei Podiceps, Diomedea) oder namentlich an der Vorderarmankerung des Propatagialis longus (so z. B. bei den Anseres, den Colymbidae, Carbo, Larus etc. etc.). — Das insertive Ende des M. biceps propatagialis zeigt eine sehr wechselnde Struktur, indem es bei schwächerer resp. unvollkommener Ausbildung mit zarten Bindegewebsfasern in das Propatagium ausstrahlt (s. oben) oder bei höherer Entwickelung in eine lange und schlanke Sehne ausgeht, die alle möglichen Stärkegrade zeigen kann (meiste hierher gehörige Vögel), oder kurzsehnig sich mit dem Propatagialis longus verbindet (z. B. bei Platalea, Threskiornis, Phaethon [Beddard], Plotus, Vanellus, Parra, Psophia, Colius etc.) oder endlich bei besonders hoher Entfaltung des Biceps propatagialis sehnig-fleischig oder rein fleischig sich an die Sehne des Propatagialis anheftet (z. B. bei Larus, Chionis, Parra, Psophia); auf diese Weise kann der Muskelbauch selbst in großer Breite dieser Sehne anliegen resp. mit ihr verbunden sein (bei Goura victoriae). Der letzterwähnte Befund ist besonders bemerkenswert, weil sich hier zugleich der M. biceps propatagialis am weitesten von dem M. biceps brachii entfernt und somit gegenüber seinem ursprünglichen Erzeuger die größte Selbständigkeit erlangt hat.

Die Länge des Muskelbauches ist niemals eine bedeutende und überschreitet nur selten $^1/_4$ der Humeruslänge. Ein relativ langer und schlanker Muskel kommt den Anseres, Colymbidae, Threskiornis, Platalea, Steganopodes, Tubinares, Alcidae, Geranus etc., ein relativ kurzer vor allem den Columbae zu. Im ersteren Falle ist er gewöhnlich spindel- oder bandförmig gestaltet, im letzteren rhombisch und selbst triangulär, wobei die marginale Basis der Sehne des Propatagialis longus aufsitzt (Goura victoriae). — Die Dicke wechselt beträchtlich. Eine geringe bis sehr geringe Stärke kennzeichnet Sula, Fulmarus, Puffinus, Alca, Anous, Aramus, eine relativ ganz ansehnliche Entfaltung Platalea, Threskiornis, Podica (Beddard), Eurypyga, Psophia, alle Fulicariae, Tetrao, Bonasa, die Columbae und Colius; bei den meisten Vögeln ist der Muskel ziemlich klein oder von mäßiger Größe. Gewöhnlich bildet seine Dicke auch bei ganz guter Entfaltung nur einen Bruchteil der des M. biceps brachii (z. B. $^1/_5 - ^1/_3$ bei den Anseres, $^2/_5$ bei Tetrao, $^1/_2$ bei Puffinus und Oestrelata); bei Fulmarus wurde er dicker als der allerdings sehr dünne brachiale Biceps gefunden. — Der Wechsel der Größe zeigt sich auch

Digitized by Google

innerhalb der Familien (namentlich bei den Pelargi, Steganopodes, Charadriidae und Galli); zugleich ist bemerkenswert, daß nicht selten die kleineren Formen einer Familie im Vergleiche mit den größeren eine geringere Entfaltung des M. biceps propatagialis darbieten.

Vereinzelt (bei Numida und Urax) wurde an Stelle des Muskelbauches des propatagialen Biceps ein Sehnenfascikel beobachtet, das wahrscheinlich durch Rückbildung aus einem ursprünglichen Muskel hervorgegangen ist.

Innerviert durch den N. biceps propatagialis, der — meist einen specialisierten Zweig des N. biceps, seltener (bei Fulmarus) einen separaten Ast des N. brachialis longus inferior darstellend — neben oder durch den M. biceps brachii verläuft und so zu seinem Muskel gelangt.

Der Biceps propatagialis ist eine den Vögeln eigentümliche Aberration des Biceps brachii, die zur Regulierung der Spannung des Propatagium dient und bei kleinen Vögeln und überhaupt solchen mit kleiner oder fehlender Flughaut nicht entwickelt ist. Doch kommt sie auch bei einzelnen von diesen in auffallender Weise vor, wie andererseits zahlreiche große Vögel mit sehr entfaltetem Propatagium des Muskels entbehren. Letzterer Mangel kann in sehr vielen Fällen als ein durch sekundäre Reduktion entstandener aufgefaßt werden; namentlich gilt dies für die Vorkommnisse, wo der Muskel gewissen Gattungen einer Familie fehlt, während er bei ganz nahen Verwandten existiert[1]); vereinzelt noch existierende Sehnenfascikel an Stelle des einstmaligen Muskels geben dieser Erklärung eine reelle Unterlage. Ob die Ratiten jemals einen Biceps propatagialis besaßen, entzieht sich jedes direkten Nachweises.

12. Brachialis inferior (*br. inf*).

M. sextus cubitum movens: Aldrovandi.
Le court fléchisseur de l'avant-bras, Zweiter Beuger, Kleinerer Beuger, Kurzer Beuger, Flexor brevis antebrachii: Vicq d'Azyr, Cuvier, Meckel, Schöpss, Gervais et Alix.

---

1) Dafür sind namentlich auch die Steganopoden beweisend, bei deren tiefer stehenden Abteilungen (Phaethon, Sula, Plotus und Carbo) er vorhanden ist, während er den höher und einseitiger specialisierten (Pelecanus, Fregata) fehlt.

Ellenbogenbeuger (Flexor parvus ulnae): Wiedemann.
Innerer Armmuskel, Brachialis internus, Brachial interne, Brachialis anticus, Brachial antérieur, Brachialis inferior: Tiedemann, Heusinger, Carus, d'Alton, Prechtl (zugleich Einzieher des Vorderarmes benannt), Gurlt, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Klemm, Macalister, Rüdinger, Coues, Selenka, de Man, Alix, Fürbringer, Sabatier, Jullien, Watson, Weldon, Beddard, Filhol, Gadow, Shufeldt, T. J. Parker (inkl. Brachialis anticus accessorius = Pars lateralis), Beddard (1898), Buri.
Unterer kurzer Beuger: Meckel (Casuar).
Brachialis internus s. Flexor ulnae: Mayer.
Vielleicht Flexor: Owen (Apteryx)[1]).
Brachialis internus s. Flexor antibrachii brevis: Sundevall.
Brachial antérieur ou Huméro-cubital: Milne-Edwards.

Kleiner, auf die Region des Ellenbogengelenkes beschränkter Muskel, der von dem distalen Ende der Beugefläche des Humerus entspringt, über das Ellenbogengelenk, der Kapsel und ihren Verstärkungen dicht anliegend, hinweggeht, weiterhin das Ende der Insertionssehne des M. biceps deckt und am proximalen Teile der Ulna, seltener auch des Radius (z. B. bei Struthio, Spheniscus, Apteryx[2])) inseriert.

Ursprung und Insertion sind (ausgenommen bei Spheniscus) fast rein muskulös. Ersterer findet im Bereiche des distalen $^1/_{12}$ (Cygnus) bis $^1/_5$ resp. $^1/_4$ (Pelecanus und Crypturus) des Humerus (fast immer ganz weit von der Insertion des M. coracobrachialis anterior entfernt, mit Ausnahme von Crypturus) von einer schwachen Vertiefung oberhalb des Gelenkes statt und beginnt in der Regel lateral höher als medial. Letztere geschieht am proximalen $^1/_7$ (Phoenicopterus) bis $^1/_3$ (Alca, Rallus) der Innenfläche der Ulna und endet in einer schrägen Linie.

Die Größe des Muskels ist immer eine geringe, und namentlich gewinnt seine Dicke niemals eine erheblichere Dimension. Da, wo er relativ noch am besten entwickelt ist (z. B. bei Chauna,

---

1) Wahrscheinlicher, wie auch T. J. Parker annimmt, nicht von Owen erwähnt.

2) T. J. Parker fand bei Apteryx bulleri neben dem normalen M. brachialis inferior noch einen von dem Epicondylus ulnaris entspringenden und an der Ulna inserierenden „Brachialis anticus accessorius". Derselbe fehlte bei Apteryx australis, sowohl bei dem von mir (1888) wie von Parker (1891) untersuchten Exemplare.

Digitized by Google

den Accipitres, Steganopodes, Crypturus, Galli, Psittaci etc.), repräsentiert er ein ziemlich breites Fleischband; in seiner minderen Ausbildung (z. B. bei Cygnus, den Tubinares, Impennes, Laridae, vielen Coracornithes) ist auch die Breitenausdehnung mehr oder minder reduziert. Mit seiner größten Rückbildung bei den Impennes hat zugleich der M. brachialis inferior seine Selbständigkeit verloren und ist mit dem ihm benachbarten M. brachioradialis verschmolzen; möglicherweise ist er bei manchen Vertretern dieser Familie vollständig geschwunden.

Innerviert durch den N. brachialis inferior, der in der Regel erst unterhalb der Mitte des Oberarmes vom N. brachialis longus inferior abgeht (cf. p. 346).

Der Brachialis inferior entspricht im allgemeinen dem gleichnamigen Muskel der Lacertilier, Rhynchocephalier und Krokodilier (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 727 f., 760 und 793 f.; IV, 1900, p. 425, 452, 479 f. und 510), unterscheidet sich aber von demselben durch eine beträchtlichere Verkürzung und Verkleinerung, sowie durch die meist auf die Ulna beschränkte Insertion. Bei einzelnen Vögeln (vornehmlich den ratiten Struthio und Apteryx) ist die Insertion an beiden Vorderarmknochen noch bewahrt, — und andererseits kann bei den Chamaeleontidae die Anheftung an dem Radius rückgebildet oder (bei Chamaeleo parsoni nach Mivart) vollkommen verkümmert sein.

13. Latissimus dorsi (inkl. Teres major) (*l. d*).

Das System des M. latissimus dorsi (und M. teres major) wird bei den Vögeln durch 3 (resp. 4) in der Regel selbständige Muskeln resp. Muskelgruppen vertreten:

A. M. latissimus dorsi anterior (*l. d. a*)
B. M. latissimus dorsi posterior (*l. d. p*)
C. M. latissimus dorsi metapatagialis (*l. d. mpt*) und dorsocutaneus (*l. d. dc*).

Die beiden ersteren (A, B.) bilden die tiefere, zum Humerus gehende Lage, sind in der Regel voneinander vollkommen gesondert, können aber mitunter sich partiell zu einem meist nicht vollkommen einheitlichen M. latissimus dorsi (communis) vereinigen, der also eine sekundäre Bildung darstellt, welche aber vermutlich manche Aehnlichkeit mit dem noch unbekannten primitiven Latissimus dorsi der phylogenetischen Vorgänger der Vögel darbietet; ausnahmsweise (bei Ratiten) weist ein von der Scapula

entspringender accessorischer Kopf des M. latissimus anterior auf ursprüngliche Beziehungen zu dem M. teres major hin. Die letzteren (C) stellen oberflächliche Aberrationen dar, welche nach dem Metapatagium und der Haut resp. der subcutanen Fascie des dorsalen Bereiches der vorderen Rumpf- und hinteren Halsgegend sich begeben.

a) Latissimus dorsi anterior (inkl. M. teres major) (*l. d. a*).

M. sextus: V. Coiter.
Teil des M. quartus alam movens: Aldrovandi.
Wahrscheinlich Première portion du grand dorsal: Vicq d'Azyr.
Hinterer anziehender Armmuskel: Merrem.
Rückgratsoberarmmuskel (Spinalis brachii): Wiedemann.
Partie antérieure du grand dorsal, Vordere Hälfte (Abteilung, Portion, Teil) des breiten Rückenmuskels, Portio (pars) anterior m. latissimi dorsi, Anterior strip (portion, belly, division, slip, section, part) of the Latissimus dorsi, Främre del från Latissimus dorsi: Cuvier, Meckel, d'Alton, L'Herminier, Owen, Sundevall, Prechtl, Rüdinger, Coues, Selenka, de Man, Forbes, Weldon, Beddard, Gadow, Shufeldt, Beddard and Mitchell, Mitchell.
Obere Portion (Kopf) des breiten Rückenmuskels, des Latissimus dorsi: Tiedemann, Carus, Mayer.
Erste Portion (Portion A) des Latissimus dorsi: Heusinger, Stannius, Gurlt, Meursinge, Klemm, Cunningham, Ulrich, Watson.
Latissimus dorsi: vorderer Muskel: Schöpss.
Latissimus dorsi: Reid.
Latissimus dorsi anticus (anterior), Grand dorsal antérieur, Anterior latissimus dorsi: Nitzsch, Giebel, Milne-Edwards, Förbringer, Beddard, Buri.
Teres major: Haughton.
Faisceau spinal ou trapézoïde du Grand dorsal: Alix, Gervais et Alix, Filhol.
Grand large du dos: Jullien.

Meist eine wenig starke Muskellage, die, in der Regel von den Proc. spinosi hinterer Cervical- und vorderer Dorsalwirbel ausgehend, in mehr oder minder transversalem Verlaufe über die Scapula und ihre Muskeln lateral- und ventralwärts zieht, um sich zwischen M. anconaeus scapularis und M. latissimus dorsi posterior in die Oberarmmuskulatur einzusenken und hier an der dorsalen resp. dorso-lateralen Cirkumferenz des Humerus, meist

Digitized by Google

in dem proximalen Bereiche desselben, zu inserieren. — Bei Apteryx [Fürbringer, T. J. Parker, Beddard[1])] und Alcedo ispidoides (Fürbringer) wurde er vermißt.

Der M. latissimus dorsi anterior kann mit seinem vorderen Rande an den M. cucullaris angrenzen und selbst von ihm überdeckt werden (z. B. bei Struthio, mehreren Anseres, Colymbus, Puffinus, einzelnen Psittaci, mehreren Pici, Atrichia, einzelnen Passeres); meist liegt er in einiger Entfernung von demselben. Sein hinterer Rand tritt zu dem M. lat. d. posterior in wechselnde Beziehungen: beide Muskeln können voneinander getrennt sein, können sich nähern, berühren, decken und selbst zu einem fast einheitlichen M. latissimus dorsi (communis) verbinden, der nur durch seine doppelte Insertion andeutet, daß er sich aus zwei ursprünglich getrennten Komponenten zusammensetzt (s. p. 489 f. sub M. lat. posterior). In einzelnen Fällen kann auch der M. lat. metapatagialis hinten direkt an den M. lat. anterior angrenzen resp. seinen hinteren Saum decken (cf. sub M. lat. metapatagialis). Ist ein M. lat. dorso-cutaneus entfaltet (s. diesen), so zieht derselbe stets oberflächlich über den Muskel nach vorn. Im übrigen liegt der M. lat. anterior mit seiner Hauptausbreitung direkt unter der Haut. Andererseits deckt er am Anfang die Mm. rhomboides, insbesondere den M. rhomboides superficialis und ist hierbei, namentlich wenn er aponeurotisch entspringt, sehr oft mit dessen Ursprung verwachsen (am meisten ausgeprägt bei den Ratiten, Crypturi, Galli), liegt dann auf dem M. scapulo-humeralis posterior resp. (bei schwacher Entfaltung desselben bei den Ratiten) auch direkt auf der Scapula, zieht hierauf oberflächlich über den ihn kreuzenden M. lat. posterior und gelangt so in den Oberarmbereich. Hier schiebt er sich zwischen den Mm. anconaeus scapularis und latissimus posterior derart ein, daß ersterer mit seiner distalen humeralen Ankerung (s. sub M. anc. scap.) lateral, letzterer medial von ihm liegt, und erreicht dann seine Insertionsstelle, wo er in der Regel zwischen M. deltoides major und M. anconaeus humeralis, nicht selten auch M. lat. posterior endet. Der M. deltoides major begrenzt ihn hierbei meist direkt lateral; der M. anconaeus humeralis dagegen, der medial an ihn angrenzt,

---

1) In der Veröffentlichung von 1899 läßt es Beddard unentschieden, ob der eine M. latissimus dorsi von Apteryx nur dem M. latissimus dorsi posterior oder der Vereinigung beider Mm. latissimi entspricht.

Digitized by Google

bietet sehr wechselnde Verhältnisse dar: minder häufig liegt er nahe neben ihm (z. B. bei Ciconia, Catharista, Psophia, Aramus, vielen Galli etc.), meist ist er von ihm durch einen Zwischenraum getrennt, der bei Chauna, den Anseres, Colymbidae, Phoenicopterus, Sula, einigen Fulicariae, Buceros etc. ziemlich breit bis recht breit werden kann; umgekehrt befindet sich die Insertion des M. lat. anterior bei einigen Galli (z. B. Cerionis, Gallophasis) ganz im Bereiche des Ursprunges des M. anc. humeralis, indem das Caput laterale desselben (s. sub M. anc. hum.) ihn lateral begrenzt und dadurch auch vom M. delt. maj. abtrennt. Alle diese Variierungen sind bald durch Reduktion, bald auch durch höhere Entfaltung der Köpfe des M. anc. humeralis zu erklären. Die Insertion des M. lat. posterior liegt in wechselnder Weise bald medial, bald proximal neben ihm, bald befindet sie sich ganz nahe, bald ganz fern von seiner Insertion (Näheres s. sub M. lat. post.).

Der Ursprung des M. latissimus anterior beginnt bei Struthio, Rhea und den Carinaten von einer wechselnden Anzahl von Proc. spinosi der hinteren cervicalen und vorderen dorsalen Wirbel und den sie verbindenden Ligg. interspinalia. Dieser Ursprung erstreckt sich bei der Mehrzahl der Vögel über 2—3 Wirbel, ist aber auch nicht selten schmäler oder breiter. Ein sehr schmaler Ursprung (von $^1/_2$—1 Wirbel) wurde bei Indicator, Atrichia, einzelnen Passeres (z. B. Calliste, Hyphantornis), den Macrochires und Alcedo, ein schmaler (von $1^1/_4$—$1^4/_5$ Wirbeln) bei Rhea (juv.?), den Ardeidae, Buteo, Rallus, einzelnen Tetraonidae, Zanclostomus, den meisten Pici, sehr vielen Passeres, Upupa, Buceros, Merops und Todus gefunden, ein breiter (von $3^1/_3$—$4^1/_4$ Wirbeln) bei Chauna, einigen Verwandten von Anas, Podicipes, Plotus, den Alcidae, Aramus und einzelnen Psittaci. Auch innerhalb der Familien (besonders bei den Anseres, Fulicariae, Psittaci, Passeres, Alcedinidae) wurden mancherlei Variierungen in der Ursprungsbreite beobachtet; bei mehreren auch (zum Teil Colymbidae, Galli, zum Teil Passeres, Alcedinidae, Bucerotidae) waren meist die größeren Tiere durch einen etwas breiteren Ursprung gekennzeichnet. In vielen Fällen zeigte sich eine gewisse Parallelität mit der Ursprungsbreite des M. rhomboides superficialis (cf. p. 374). — Die Verteilung des Ursprunges auf den cervicalen und dorsalen Bereich der Wirbelsäule geschieht bei den meisten Vögeln in sehr verschiedenem gegenseitigen Verhalten, bei anderen in gleichmäßigerer Weise. Ein Ursprung

Digitized by Google

lediglich von Cervicalwirbeln wurde bei mehreren Ardeidae, Sula, Spheniscus, den meisten Galli und Columbae, Campephilus, Atrichia, Hyphantornis, den Macrochires, Dacelo und Alcedo ispida beobachtet, ein Ursprung allein von Dorsalwirbeln bei Cereopsis, Podiceps, Phoenicopterus, Ciconia, Gypogeranus, Catharista, Buteo, Fregata, Uria, den Laridae und meisten Charadriidae, Psophia, Aramus, Geranus, Gallinula, Eulabeornis, Cuculus sonneratii, Steatornis, Bubo, Otus. Auch hier sind mannigfache und sehr weitgehende Variierungen innerhalb der Familien, Gattungen und selbst Species zu beobachten, die eine systematische Verwertung nur in beschränktem Maße gestatten. Bemerkenswert ist die Aehnlichkeit bei Fregata, den Pelargi und den meisten Accipitres. In der Regel werden die Wirbelgrenzen nicht eingehalten; der Muskel breitet sich (ebenso wie die Mm. latissimi dorsi posterior, metapatagialis und dorso-cutaneus) successive über Teile derselben und der sie verbindenden Ligamente aus. Alles weist auch hier auf eine successive Ausbreitung und Wanderung des Muskels hin, wie sie auch in dem Verhalten der Mm. thoracici superiores (s. diese) beobachtet wurde. — Das gewebliche Verhalten anlangend, so geschieht der Ursprung bei den meisten Vögeln vorwiegend muskulös; meist ist es dann nur der vordere (rostrale) Teil, der aponeurotisch beginnt, seltener nimmt der aponeurotische Ursprung mehr überhand (z. B. erstreckt er sich bei Geranus und Aramus über die vordere $^1/_2$, bei Rhea über den Hauptteil, bei Struthio, Fregata, Ocydromus über die ganze Länge und Breite); zum Teil drückt sich hierin eine Rückbildungserscheinung aus.

Abweichend von der Mehrzahl der Vögel ist der Ursprung des M. lat. anterior bei Casuarius nicht mehr bis zu den Proc. spinosi zu verfolgen, sondern beginnt in beträchtlicherer Entfernung von der Wirbelsäule lang aponeurotisch und in der Breite von ca. $1\,^1/_2$ Wirbel von der lateralen Rumpfwand, wobei er zugleich innig mit der Ursprungsaponeurose des M. rhomboides superficialis verwachsen ist. Unverkennbar handelt es sich hier auch um eine weitgehende Reduktion des Muskels und Retraktion seines Ursprunges.

Dazu kommt bei Rhea (ind.) noch ein partieller scapularer Ursprung hinzu, indem ein vorderes, später sich dem M. lat. anterior innig verbindendes Muskelchen hier von dem Dorsalsaum der Scapula ausgeht. Man wird dieses Muskelchen entweder als Caput accessorium scapulare m. lat. anterioris oder als M. teres major bezeichnen können, von dem es sich nicht

wesentlich unterscheidet. Aehnliche Bildungen werden auch bei Casuarius und Dromaeus angegeben.

Der Muskel verläuft in vorwiegend transversaler Richtung und mit parallelen oder nur wenig konvergierenden Fasern nach dem Humerus, wo er dementsprechend meist in mittlerer Breite an der dorsalen resp. dorso-lateralen Fläche, nicht selten auch recht lateral, im Bereiche des Proc. lateralis, inseriert; dann rollt sich der Muskel oft recht sichtbar um den Humerus. Häufig ist die Insertionsstelle durch eine deutliche Linea m. latissimi anterioris (cf. p. 322) markiert.

Die Länge (resp. Breite) der Insertion variiert in Bezug auf die Länge des Humerus innerhalb der Extreme $^1/_{14}$—$^1/_9$ (z. B. bei Spheniscus, Uria, Fulmarus, Fregata, Gallophasis, Caprimulgus, Scotornis, Todus [?], Atrichia) und $^1/_4$—$^3/_8$ (z. B. bei Rhea, Struthio, Otis), ohne daß hierbei besondere systematische Direktionen zu gewinnen sind. Ihre Lage findet sich in großem Wechsel im Bereiche der proximalen $^1/_2$ des Humerus; selten erstreckt sie sich zum Teil noch über den Anfang der distalen $^1/_2$ (Struthio) oder liegt allein im Bereiche derselben (Casuarius); umgekehrt kann sie eine so proximale Lage darbieten, daß sie distal mit dem Ende des ersten $^1/_3$ des Humerus abschließt oder nicht einmal bis dahin sich erstreckt (z. B. bei Uria, Fulmarus, Pelecanus, Fregata, Ciconia, Herodias, Todus [?], Atrichia. In den ersten Fällen (Struthio, Casuarius) scheint es sich um eine Reduktion des Humerus zu handeln, die vorzugsweise den distalen Teil desselben betroffen hat, wodurch die bezügliche Muskelinsertion relativ mehr distal zu liegen kam, während in den letzteren Fällen vorwiegend (doch nicht ohne Ausnahmen) lange Humeri vorliegen, bei denen die Verlängerung namentlich im distalen Bereiche derselben stattgefunden zu haben scheint. Der Wechsel der Insertion ist übrigens, wenn auch leicht ersichtlich, doch im ganzen nicht so bedeutend wie der des Ursprunges. Weitaus bei den meisten Vögeln geschieht die Insertion im Gegensatze zu der des M. lat. posterior muskulös; bei Casuarius ist sie fleischig-sehnig, bei den Impennes vorwiegend oder rein sehnig. Bei letzteren verläuft die Sehne da, wo sie den M. anconaeus scapularis passiert, mit der des M. lat. posterior durch einen mit der Scapula und dem M. anconaeus scapularis zusammenhängenden Faserring [1]).

1) Der Annahme Sutton's (Journ. of Anat. and Phys., XX, 1885, p. 46), wonach dieser Faserring von metamorphosierten Fasern

Digitized by Google

Die Breite des Muskels wird in der Hauptsache von der Breite seines Ursprunges beherrscht. Die oben angegebenen Verhältnisse finden daher auch hier ihre Anwendung. — Die Dicke desselben ist meist eine geringere bis mittlere. Ein ziemlich starker bis starker Muskel findet sich bei Chauna, den Impennes, Otis, Chunga, Corythaix, Colius; ein sehr schwacher bei Casuarius, den Colymbidae, Larus (ind.?), Aramus, Eurypyga, mehreren Fulicariae, den Alcedinidae; namentlich bei Alcedo ispida wird er fast mikroskopisch dünn, um bei Alcedo ispidoides überhaupt zu verschwinden. Gewöhnlich ist der Muskel vorn dicker und verliert sich hinten nicht selten zu mikroskopischer oder fast mikroskopischer Zartheit (besonders bei den Podicipediformes, Ardeidae, Tinnunculus, Plotus, Larus, gewissen Charadriidae, Aramus, einzelnen Psittaci, Cuculus sonneratii, Harpactes, Todiramphus, Ketupa etc.); ausnahmsweise (Argus) kann auch der vorderste Teil die dünnste Stelle darbieten; bei Dacelo sind vorderer und hinterer Saum schwächer als die Mitte. Das Verhalten der Dicke ist überhaupt auch innerhalb gewisser Familien (namentlich bei den Accipitres, Psittaci, Pici, Alcedinidae) einem nicht unbeträchtlichen Wechsel unterworfen.

Sonderungen des M. lat. anterior sind selten und niemals durchgehende. Der Muskel kann ausnahmsweise einen beginnenden Zerfall in Fascikel, der vielleicht als Anfangsstadium einer weitergehenden Reduktion aufzufassen ist (Podiceps), oder einen leisen Spalt (Megarhynchus) zeigen oder kann mit 2 getrennten Teilen entspringen, die sich bald vereinigen (Chauna, Goura) oder eine doppelte Insertionssehne darbieten (Spheniscus magellanicus nach Watson).

Die Innervation des M. latissimus anterior geschieht durch den gleichnamigen Nerven, der in die Innenfläche des Muskels, in der Mitte desselben oder näher der Insertion, eintritt.

Der Latissimus dorsi anterior der Vögel verdankt sehr wahrscheinlich einer besonderen Ausbildung des vorderen Teiles eines früheren einheitlichen Latissimus dorsi, wie er noch bei Reptilien zur Beobachtung kommt, seine Entstehung. Seine große Selbständigkeit dem Lat. posterior gegenüber, sowie die hohe Aus-

---

des M. deltoides gebildet werde, kann ebensowenig zugestimmt werden wie derjenigen Smith's (Proc. Zoolog. Soc., 1891, p. 105), wonach derselbe vielleicht vom M. anconaeus abstamme.

Digitized by Google

bildung seiner muskulösen Insertion erschweren eine vollkommen abschließende Entscheidung dieser Frage.

Möglicherweise sind in ihm auch Elemente eines schon in früher paläontologischer Zeit mit dem Latissimus dorsi verschmolzenen Teres major vorhanden, so daß das bei Rhea und anderen Ratiten beobachtete Caput accessorium scapulare (resp. Teres major) als eine Art Rückschlagsbildung aufgefaßt werden kann. Der Deutung des ganzen Latissimus anterior als Teres major (MAYER und HAUGHTON, wenn ich recht verstehe) will ich nicht direkt widersprechen. Es ist bei den niederen Vertebraten (insbesondere bei Ceratodus) unschwer zu sehen, wie durch Ausbreitung scapulo-humeraler Fasern auf die die dorsale Rumpfmuskulatur deckende Fascie ein Latissimus dorsi zur Ausbildung kommt, und es ist auch zu denken, daß — ähnlich wie bei den Vögeln der Serratus profundus einen Rhomboides profundus hervorzubringen vermochte (cf. p. 385) — der Teres major der primitiven Sauropsiden durch successives Uebergreifen seines Ursprunges bis zu den Proc. spinosi zu einem Latissimus dorsi anterior werden konnte. Doch vermisse ich hier noch die beweisenden Präparate, welche dieses Uebergreifen ad oculos demonstrieren könnten; denn in der Retraktion des Ursprunges des gesamten Latissimus anterior der Ratiten auf die dorsale Rumpffascie vermag ich keine Uebergangsbildung zwischen Latissimus und Teres major, sondern lediglich eine Reduktionserscheinung des Latissimus zu erblicken, wie dieselbe in ähnlicher Weise auch bei Chamäleontiden und Krokodiliern sich einleitet und auch bei noch anderen Vertebraten (z. B. Cetaceen) zur Beobachtung kommt.

Eine ganz allgemeine und sehr inkomplette Homologie mit vorderen (rostralen) Teilen des Latissimus dorsi der menschlichen Anatomie ist nicht abzuweisen; doch wird man nicht daran denken dürfen, speciellere Vergleiche zu ziehen, um so mehr nicht, als die Lage der Insertion des Latissimus und Teres major bei den Säugetieren nicht unerheblich von der bei den Vögeln abweicht. — Die Anschauungen einiger anderen Autoren, daß der Muskel möglicherweise dem Cucullaris (SUNDEVALL) oder einem Hautmuskel (ALIX) entsprechen könne, sind zurückzuweisen.

b) Latissimus dorsi posterior (*l. d. p*).

M. septimus: V. COITER.
Teil des M. quartus alam movens: ALDROVANDI.

Digitized by Google

Wahrscheinlich Troisième portion du grand dorsal: Vicq d'Azyr.
Rückwärtszieher des Armes: Merrem.
Breiter Rückenmuskel, Latissimus dorsi: Wiedemann, Meckel, Mayer, Haughton.
Partie postérieure du grand dorsal, Hintere Hälfte (Abteilung, Portion, Teil) des breiten Rückenmuskels, Portio posterior m. latissimi dorsi, Posterior strip (belly, portion, division, half, slip, part) of the Latissimus dorsi, Bakre del från Latissimus dorsi: Cuvier, Meckel, L'Herminier, d'Alton, Owen, Sundevall (Homologon des Lat. dorsi der Mammalia), Prechtl, Rüdinger, Coues, Selenka, de Man, Haswell, Forbes, Weldon, Beddard, Gadow, Shufeldt, Beddard and Mitchell, Mitchell.
Untere Portion (Kopf) des breiten Rückenmuskels, des Latissimus dorsi: Tiedemann, Carus, Mayer.
Zweite Portion (Portion B, Teil) des Latissimus dorsi: Heusinger, Stannius, Gurlt, Meursinge, Klemm, Cunningham, Ulrich, Watson.
Latissimus dorsi: hinterer Muskel: Schöpss.
Latissimus dorsi posticus (posterior), Grand dorsal postérieur, Posterior latissimus dorsi: Nitzsch, Giebel, Milne-Edwards, Fürbringer, Beddard, Buri.
Faisceau costal du grand dorsal ou Grand dorsal proprement dit: Alix, Gervais et Alix.
Grand large du dos: Jullien.
Faisceau dorsal du grand dorsal: Filhol.

Der M. latissimus dorsi posterior repräsentiert im Vergleiche zu dem M. latissimus d. anterior meist einen etwas stärkeren und schmäleren Muskel, der im allgemeinen hinter diesem in sehr wechselnder Weise von den Proc. spinosi dorsaler und präsacraler Wirbel, vom Os ilei, den benachbarten Rippenanfängen und auch von dem Anfang der Beinmuskulatur entspringen kann und in ascendentem Faserverlaufe unter Kreuzung mit dem M. lat. anterior zu dem proximalen Bereiche der Dorsalfläche des Humerus geht, um hier meist proximal oder medial von demselben zu inserieren. — Bei Otis, Pterocles, einzelnen Columbae, Indicator, den untersuchten Picidae und mehreren Passeres (Pastor, Calliste, Calyptrophorus, Coccothraustes, Prosthemadera, Ixos etc.) wurde er vermißt. Das Verhalten der nahe verwandten Gattungen und Familien macht es höchst wahrscheinlich, daß hier eine sekundäre Reduktion vorliegt.

Der Muskel wird bereits in der Ursprungshälfte bei der Mehrzahl der Vögel in sehr wechselnder Weise von dem M. latissimus metapatagialis und dorso-cutaneus (s. diese), nicht selten

auch von der Beinmuskulatur (s. unten) gedeckt und schiebt sich im weiteren Verlaufe unter den M. lat. anterior ein. Andererseits deckt er hierbei die Mm. rhomboides resp. bei schmaler Ausbildung und proximaler Lage des M. rhomboides superficialis lediglich den M. rhomb. profundus, wobei er am Ursprunge mit ihnen fest verwachsen sein kann, sowie den M. scapulo-humeralis posterior; bei beträchtlicher Reduktion dieses letzteren Muskels (z. B. bei Casuarius) kann er auch direkt über die Scapula und den M. serratus superficialis hinwegziehen. Sein vorderer Rand zeigt zu dem M. lat. anterior, sein hinterer zu der Beinmuskulatur (M. sartorius, mitunter auch M. ilio-tibialis anterior externus und M. iliacus externus) wechselnde Lagebeziehungen; bei sehr ventraler Lage des Muskels (Crypturus) kann letzterer sogar von dem M. serratus metapatagialis gedeckt werden und zu dem M. pectoralis abdominalis in direkte Nachbarschaft treten. Was die Lage zu dem M. latissimus anterior anlangt, so können beide Muskeln am Ursprunge mehr oder minder weit voneinander entfernt sein (eine große Entfernung [in der Breite von $2^1/_2$—$3^1/_2$ Wirbeln] wurde unter anderen bei Rhea, Chauna, Phoenicopterus, Buteo, vielen Galli, einzelnen Psittaci, den meisten tracheophonen und oligomyoden Passeres, Todus und den meisten Striges, eine geringere [in der Breite von $^1/_2$ Wirbel] bei einigen Anseres, Colymbus, einigen Ardeidae, Alca, Chunga, einzelnen Oscines, den meisten Halcyones, Podargus etc. gefunden), wobei oft eine etwas festere Bindegewebslage (Fascie) beide Muskeln verbindet; nicht selten auch kommen die Ränder beider Muskeln zur Berührung (z. B. bei Struthio, Podicipes, Gypogeranus, Puffinus, Uria, Atrichia, Colius, Dendrochelidon, Upupa) oder zur gegenseitigen Deckung, wobei meist der vordere Saum des M. lat. post. von dem hinteren Saume des M. lat. ant. gedeckt wird (z. B. bei Podicipes, Plotus, Sula, Opisthocomus, Corythaix, Pelargopsis, Upupa), seltener (Casuarius) ihn anfangs deckt; endlich kann die Berührung zur Verbindung der Anfangsteile (Spheniscus minor [Wa.], Aptenodytes longirostris [Wa.], Pygosceles [Wa.], Opisthocomus, Atrichia) oder zur ausgedehnten Vereinigung beider Muskeln zu einem mehr oder minder einheitlichen M. latissimus dorsi (communis) [Apteryx, Fulmarus, Spheniscus, Cuculidae, meiste Macrochires] führen, wobei aber die Insertionen beider meist deutlich geschieden bleiben[1]).

1) Nach Burr findet diese Verbindung zum Teil unter völliger Verschmelzung der Sehnen namentlich bei den kleineren Cypselidae

Digitized by Google

Dieses gegenseitige Verhalten beider M. latissimi giebt manche nicht zu unterschätzende systematische Direktion, muß aber mit Vorsicht gebraucht werden, wie auch innerhalb gewisser enggeschlossener Familien (insbesondere Impennes, Galli, Psittaci, Passeres) größere Variierungen sich finden. Die Beziehungen zur Beinmuskulatur sind entsprechend der mannigfachen Ausbildung der beiden betreffenden Komponenten einem großen Wechsel unterworfen. Bei schwächerer Entwickelung beider resp. bei sehr rostraler Lage des M. lat. post. findet sich der Ursprung desselben in einiger Entfernung von der Beinmuskulatur oder grenzt eben an dieselbe hinten an (z. B. bei Casuarius, Larus, Aramus etc.). Bei höherer Ausbildung kommt er in das Gebiet der Beinmuskulatur zu liegen und kann dann dieselbe entweder mit seinem Ende decken (z. B. bei vielen Anseres, Phalacrocorax, Sula, Himantopus, Eurypyga, Furnarius, Podargus), oder von ihr gedeckt werden (z. B. bei Chauna, einzelnen Pici, Passeres und Upupa am hintersten Saume, bei den Colymbidae, Puffinus, Crypturus zum größten Teile oder ganz); bei Cygnus ferus tritt das hintere Ende des Muskels teils über, teils unter den M. sartorius. Uebrigens bindet sich dieses Verhalten nicht an systematische Grenzen (so wird z. B. bei den Charadriidae, bei den Passeres und Todi das hintere Ende des Muskels bald von der Beinmuskulatur gedeckt, bald deckt es sie) und dokumentiert damit seine sekundäre untergeordnete Bedeutung. Sehr oft sind hierbei beide Muskeln miteinander verwachsen (s. p. 492 bei Ursprung des Muskels).

In seinem Insertionsteile senkt sich der M. latissimus posterior, nachdem er sich unter dem M. lat. anterior eingeschoben, mit diesem in die dorsale Muskulatur des Oberarmes ein, wobei er anfangs lateral von den Mm. anconaeus scapularis und lat. anterior gedeckt wird; weiterhin verläuft seine Sehne zumeist proximal von dem Endteile des letzteren und inseriert vor (resp. medial von) ihm zwischen dem lateral liegenden M. deltoides major und dem medial sich befindenden M. anconaeus humeralis. Der N. radialis verläuft hierbei medial, der N. axillaris gerade proximal von der Insertion; bei den Vögeln mit entwickeltem R. communicans n. axillaris cum n. radiali inserieren beide Mm. latissimi dorsi innerhalb der von diesem und dem N. radialis gebildeten

---

und bei den Trochilidae statt. Bemerkenswert ist, daß damit der dem M. latissimus dorsi anterior entsprechende Anteil auch sehnig inseriert.

Digitized by Google

Masche. Im speciellen ist das Verhalten des Insertionsteiles des M. lat. posterior zu dem des M. lat. anterior ein wechselndes: bei der Mehrzahl der Vögel inseriert er proximal von diesem (nicht selten, z. B. bei Struthio, Cygnus atratus, Larus, Rhynchaea, Parra, Chunga, Fulica, Crypturus, Atrichia, einigen Passeres und den Caprimulgi, in ziemlicher Entfernung von ihm), hierbei kann sich auch (bei Chunga, Ceriornis, Gallophasis, Meleagris [Fig. 261], den Tetraonidae, Atrichia) ein Teil des M. anc. humeralis zwischen beide Insertionen einschieben; häufig folgen die Insertionen beider Muskeln direkt aufeinander oder liegen derart schräg nebeneinander, daß der M. lat. posterior sich proximomedial befindet; etwas seltener (z. B. bei Casuarius, den Psittaci, Corythaix, einzelnen Passeres, Buceros, Merops) behauptet er eine vorwiegend mediale Lage. Partielle Verbindungen beider Insertionsteile wurden mitunter beobachtet (z. B. bei Apteryx, den Anseres, Colymbidae, den meisten Accipitres, Pelecanus, Talegalla, einzelnen Passeres, Bubo); abgesehen von Apteryx fand ich sie nirgends sehr entwickelt. Häufig auch kann der Endteil des M. lat. posterior mit dem benachbarten M. anconaeus scapularis (resp. dessen humeraler Ankerung) durch ein Sehnenfascikel (ausnahmsweise bei Casuarius durch eine muskulöse Aberration) in mehr oder minder innigen Verband treten; vermutlich hat sich auch aus demselben der Faserring (⊕) bei den Impennes (Fig. 251) entwickelt, durch den die Sehnen der beiden Mm. latissimi treten. Ebenso häufig ist die Verbindung mit dem M. deltoides major, in dessen Muskelmasse die Endsehne des M. lat. posterior oft förmlich eingegraben erscheint. Minder entfaltet sind direkte Verbindungen mit dem M. anconaeus humeralis. Von größerer Bedeutung wird jedoch ein bereits von dem Beginne der Insertionssehne (d. h. da, wo sie eben aus dem Muskelbauche hervorgeht) sich abzweigender Sehnenstreif (Ankerung), der medial von dem M. lat. anterior distalwärts nach der dorsalen Cirkumferenz des distalen Bereiches des Oberarmes geht und sich hier in der Fascie desselben (resp. der Fascie des M. anc. humeralis) verliert; derselbe wurde am deutlichsten bei den Anseres, Phoenicopterus, den Pelargi, den Accipitres, Phalacrocorax, vielen Galli, Goura, Harpactes, Bucorvus, Merops, Ketupa etc. gefunden und ist von einigem systematischen Interesse.

Der Ursprung des M. lat. posterior ist dem größten Wechsel unterworfen. Bei den Carinaten beginnt er weitaus in den meisten Fällen in sehr verschiedener Ausdehnung von den Proc. spinosi,

der dorsalen und dem Anfange der präsacralen Wirbelsäule, greift aber von da aus sehr häufig nach vorn bis nahe zum Anfange der dorsalen Region oder nach hinten bis zum Os ilei über. Eine Ausdehnung auf die letzten Cervicalwirbel wurde selten, und zwar bei hoch entfaltetem Muskel (z. B. bei Sula, Spheniscus, Atrichia, Cypselus, Collocalia), gefunden. Minder selten schließt der hintere Rand des Muskels mit der Dorsalwirbelsäule ab oder (z. B. bei Hemipodius, vielen Passeres, Alcedo, Upupa, Buceros, Bucorvus) endet $^1/_2$—2 Wirbel früher. Andererseits kann der Ursprung erst im Bereiche der präsacralen Wirbel beginnen, so daß die dorsalen vor dem Muskel liegen (z. B. bei Phoenicopterus, Buteo [?], Larus, Chroicocephalus, Conurus, Pitta, Caprimulgus, allen Striges). Der Ursprung vom Os ilei zeigt eine außerordentliche Verbreitung; bei mehreren Vögeln (Chauna, Fregata, Parra, Caprimulgus etc.) entspringt der Hauptteil des Muskels vom Os ilei, bei anderen kann dieser Beckenursprung auch fehlen (z. B. bei den Anseres exkl. Cygnus, Nycticorax, den Steganopodes exkl. Fregata, Numenius, Eurypyga, einzelnen Fulicariae, Hemipodius, Galbula, den meisten Passeres, Phaethornis, den Halcyoniformes). In den ersten Anfängen greift er von der präsacralen Region auf die vordere dorsale Ecke des präacetabularen Teiles des Ileums über, erstreckt sich weiterhin in wechselnder Ausdehnung über den vorderen Rand und kann schließlich auch noch in wechselnder Ausdehnung auf den ventralen Rand (z. B. bei den meisten Colymbidae, Tubinares, Spheniscus, den Alcidae, Vanellus, einigen Psittaci, den Caprimulgidae) übergreifen; bei Crypturus beginnt er allein von der ventralen $^1/_2$ des Vorderrandes, nicht von dessen dorsalem Bereiche. Nicht selten auch (z. B. bei Chauna, Colymbus, Phoenicopterus, Ciconia, Fulmarus, Uria, Vanellus, Parra, den meisten Psittaci) partizipiert am Ursprunge auch der benachbarte Teil der 1. präsacralen Rippe resp. die dieselbe deckende Fascie, in einzelnen Fällen (z. B. bei Eudyptes [Wa.], Alca, Crypturus) auch die Vertebrocostalien der letzten sternalen Rippen. In einigen Fällen (z. B. bei Chauna, Vanellus, Crypturus, Sittace, Syrnium) konzentriert sich der Ursprung vollkommen auf Becken und Rippen. Damit ist das größte Extrem der sekundären Ueberwanderung des Ursprunges des Muskels erreicht, der, von der dorsalen und präsacralen Wirbelsäule ausgehend, successive auf das Becken und die Rippen übergriff und ebenso successive seinen ursprünglichen vertebralen Ausgangspunkt aufgab; Crypturus steht in gewissem Sinne am Endpunkte der Reihe. Endlich kann der

Digitized by Google

M. lat. posterior noch zum Teil von der Ursprungsfascie der Beinmuskulatur (z. B. bei Cygnus ferus, Plotus, Phalacrocorax, Chionis, Psophia, Chunga, Megacephalon, Bucorvus) beginnen. — Die in diesem ganzen Verhalten des Ursprunges zur Beobachtung kommenden Variierungen sind auch innerhalb der Familien sehr beträchtliche (namentlich bei den Anseres, Charadriidae und Passeres), können aber doch bei vorsichtiger Vergleichung als systematisches Moment verwertet werden (auffallende Aehnlichkeiten fanden sich unter anderen bei den Ardeidae, Fulicariae und bei Eurypyga). — Bei den Ratiten läßt sich der Ursprung des Muskels nicht mehr bis zu den Proc. spinosi der Wirbel verfolgen, sondern hat sich auf die laterale Rumpffascie retrahiert (am weitesten lateral bei Casuarius). Bei Apteryx ist es die Gegend der hinteren Cervical- und der vorderen Dorsalwirbel, bei den anderen Ratiten die der hinteren Dorsalwirbel und des Beckenanfanges, auf welche die Richtung der aponeurotischen Ursprungsfasern hinweist.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle entspringt der Muskel aponeurotisch, oft mit langer und dünner Aponeurose; damit tritt er in einen merkbaren Gegensatz zu dem Verhalten des M. lat. anterior. Doch kann er auch bei gewissen Vögeln partiell (bei den Coccyges, Rhamphastus, Atrichia, Dendrochelidon, Momotus u. A. mit fleischigem resp. fleischig-sehnigem Beginne im vorderen Bereiche, bei Himantopus, Recurvirostra, Aramus, Perdix, den Columbae, Todus u. A. mit solchem im hinteren Bereiche, bei Psophia und Colius mit fleischigem Ursprunge am vorderen und hinteren Ende) oder total (z. B. bei Plotus, Sula, Eurypyga, Hemipodius, Dacelo, Upupa) muskulös beginnen. Es ist unschwer zu sehen, wie hierbei in der Regel ein vorn muskulöser Ursprung mit einer mehr vorderen Lage des Muskels resp. Annäherung desselben an den M. lat. anterior zusammenfällt, während ein hinten fleischiger Ursprung in manchen Fällen mit einer sekundären Ausbreitung des Muskels nach hinten zu koincidieren scheint. Diese Befunde geben an die Hand, als ältere Teile des Muskels die aponeurotisch entspringenden, als jüngere, vielleicht noch in weiterer Ausbildung begriffene, die muskulös beginnenden aufzufassen. Und so drückt sich die Annäherung resp. Verbindung beider M. latissimi oft auch in dem geweblichen Verhalten als eine sekundäre neueren Datums aus. Dagegen ist die gewebliche Anordnung des hinteren Endes nicht durchgreifend genug, um eine Verwertung in dem Sinne einer sekundären Ausbreitung des Muskels nach hinten zu erlauben.

Digitized by Google

Die Insertion des Muskels geschieht mit einer meist langen, bald schmäleren, bald etwas breiteren, im ganzen aber schlanken Endsehne, die große Variierungen darbietet; seltener erfolgt sie durch eine kürzere und breitere Aponeurose, die ausnahmsweise (z. B. bei Sula) sehr lange noch Muskelfasern enthalten kann. Dazu kommt noch bei einer Anzahl von Vögeln der bereits oben (p. 491) beschriebene Sehnenstreif (Ankerung). Die Stelle der Insertion liegt in der Regel im proximalen Bereiche der dorsalen Fläche des Proc. lateralis humeri und wird hier nicht selten (z. B. bei den Colymbidae, den meisten Steganopodes, den Tubinares, Spheniscus etc.) durch eine recht deutlich ausgeprägte Eminentia m. lat. post. markiert. Durch eine recht proximal (im Bereiche des proximalen $^1/_6$ des Humerus) stattfindende Insertion sind unter anderen Struthio, Rhea, viele Anseres, Colymbus, Ciconia, einige Ardeidae, Pelecanus, einige Charadriidae, Geranus, Chunga, Fulica etc., durch eine recht distale Spheniscus, die Cracidae, die Macrochires, Buceros, Merops (am Ende des proximalen $^1/_3$), Apteryx (am Ende des 2. Fünftels), Casuarius (am Ende des 3. Fünftels) gekennzeichnet; bei der Mehrzahl der Vögel liegt die Insertion im Bereiche des 2. Sechstels des Humerus. Auch hier sind die Gattungen mit kurzen Oberarmknochen meist durch eine mehr distale Insertion ausgezeichnet, was mit dem bei dem M. lat. anterior (p. 485) notierten Verhalten in der Hauptsache übereinstimmt; Struthio und Rhea bilden eine sehr bemerkenswerte Ausnahme.

Der Muskel zeigt einen vorwiegend ascendenten Verlauf, wobei die Muskelfasern in der Regel unter mäßiger Konvergenz in die Endsehne übergehen. Bei breiter Entfaltung bieten die vorderen Fasern eine mehr ascendent-transversale bis transversale, die hinteren eine ascendent-longitudinale bis longitudinale Richtung dar und damit zugleich eine beträchtliche Konvergenz. Nicht selten wird auch eine schräge, halbgefiederte Anordnung der Muskelfasern beobachtet.

Länge, Breite und Dicke zeigen sehr erhebliche Verschiedenheiten. Für die Länge ist die Ausbildung der Ursprungsaponeurose und der Endsehne von entscheidendem Gewichte; bei kürzester Ausbildung des Muskelteiles beginnt derselbe erst in der Höhe der Scapula und endet bereits im ventralen Bereiche des M. scapulo-humeralis posterior. — Die Breite übertrifft nur bei recht schmaler Ausbildung des M. lat. anterior (s. p. 483) dessen Breite; öfter ist der M. lat. anterior ebenso breit, meistens aber noch breiter als derselbe. Eine ansehnlichere Breite kennzeichnet

Digitized by Google

den M. lat. posterior bei einigen Ardeidae, Sula, den Tubinares, Spheniscus, den Alcidae, Eurypyga, Aramus, Psophia, Chunga, den Fulicariae, Apteryx, den Coccyges, Atrichia, den Macrochires, Colius, Pelargopsis, Eurystomus, den Caprimulgidae, eine größere Schmalheit findet sich bei Struthio, Chauna, vielen Anseres, Pelecanus, den Charadriidae, Hemipodius, den Columbae, Psittaci, Galbula, vielen Passeres, Buceros, Merops, den Striges. — Die Dicke des M. lat. posterior ist meist ansehnlicher als die des M. lat. anterior, nur vereinzelt (z. B. bei Struthio, Rhea, den Ardeiidae etc.) geringer. Von mäßiger Stärke ist der Muskel unter anderen bei den Ratiten, bei Sula, Geranus, einzelnen Charadriidae (insbesondere Rhynchaea) und einzelnen Galli (namentlich den Tetraonidae), von ansehnlicherer bei den Pelargi, Phalacrocorax, den Tubinares, Spheniscus, Aramus, Eurypyga, Chunga, den Fulicariae, Opisthocomus, den Coccyges, Atrichia und vielen Passeres, den Macrochires, Colius, den Todi und meisten Caprimulgi, übrigens aber einem großen, oft auch innerhalb der Familien (besonders bei den Steganopodes, Grues, Pici und Passeres) sich sehr merkbar abspielenden Wechsel unterworfen.

Eine Sonderung des Muskels in zwei am Ursprunge voneinander entfernte, am Insertionsteile sich aneinander anschließende Portionen (Köpfe) kommt bei Spheniscus zur Beobachtung; die Pars anterior (Caput anterius) entspringt hier von den letzten Cervicalwirbeln und dem vorderen Teile der Dorsalwirbelsäule, die Pars posterior (Cap. posterius) von dem Os ilei. — Ein unregelmäßiger Zerfall im hinteren Bereiche des Muskels in kleinere Bündel fand sich bei Apteryx.

Die Innervation des M. latissimus posterior erfolgt durch den gleichnamigen Nerven (cf. p. 335), der meist in der Mitte des Muskels oder näher gegen die Insertion zu in die Innenfläche desselben eintritt.

Der Latissimus dorsi posterior entspricht im allgemeinen der hinteren Partie des Latissimus dorsi der Reptilien, hat sich indessen bei den Vögeln zum Range eines selbständigen Muskels gegenüber dem Latissimus dorsi anterior herausgebildet, der aber durch seine oft zu beobachtende Verbindung mit diesem seine Verwandtschaft mit ihm hinlänglich zu erkennen giebt.

Bei Apteryx zeigt diese Verbindung den höchsten Grad, so daß die Frage aufgeworfen werden kann, ob hier ein primitiver einheitlicher M. latissimus dorsi vorliege; bei den bezüglichen Carinaten dagegen ist sie in der Regel nur eine partielle und bei

Digitized by Google

den übrigen Ratiten fehlt sie völlig, — Grund genug, die Sonderung des primitiven Latissimus in den vorderen und hinteren Muskel als eine alt erworbene und sehr allgemeine, somit wahrscheinlich auch den Vorfahren von Apteryx zukommende aufzufassen. Die nahen Beziehungen zu dem Becken und zur Beinmuskulatur, die den Reptilien noch fehlen, finden ihre Erklärung in der Rückwärtswanderung der vorderen Extremität und in der Ausdehnung des präacetabularen Teiles des Os ilei nach vorn, wodurch die vertebrale, dem M. latissimus dorsi eventuell Ursprung gewährende Strecke verkürzt und dem sich nach hinten ausdehnenden Muskel der Beckenbereich näher gerückt wurde.

Eine Homologie mit dem menschlichen Latissimus dorsi resp. mit dem Hauptteile desselben ist nicht zu bezweifeln. Abgesehen von der sehr abweichenden Insertion finden sich sogar auffallend viele Vergleichspunkte zwischen beiden Muskeln, die indessen nicht dazu verleiten dürfen, eine speciellere Verwandtschaft beider Gebilde zu statuieren.

c) Latissimus dorsi metapatagialis (*l. d. mpt*) und Latissimus dorsi dorso-cutaneus (*l. d. dc*)
(inkl. Latissimus omo-cutaneus).

a) *Latissimus dorsi metapatagialis*:

Extenseur de la membrane postérieur de l'aile, Spanner der hinteren Flughaut, Tensor membranae alae posterioris: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Tiedemann, Meursinge, Klemm.

Muskel der hinteren Flügelfalte, M. plicae alaris posterioris: Schöpss, d'Alton, Gurlt.

Wahrscheinlich Second division of the Panniculus carnosus: Reid.

Dermo-iliacus: Owen (?, Apteryx), Helm.

Pars anterior m. tensoris cutis brachii posterioris: Magnus.

Verstärkendes Bündel des M. tensor membranae posterioris alae: Selenka.

Tenseur de la membrane axillaire, Faisceau spinal: Gervais et Alix, Filhol.

Dorsal cutaneous muscle: Watson.

Latissimus dorsi metapatagialis, Pars metapatagialis m. latissimi dorsi: Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.

Slip from the M. latissimus dorsi to the M. metapatagialis: Newton-Gadow.

Metapatagialis Fascia or Pars metapatagialis of the Latissimus dorsi posterior: Beddard and Mitchell, Mitchell.

b) ***Latissimus dorsi dorso-cutaneus***:

Hinterer Teil des Fronto-iliaque: Viallane.
Hinterer Teil des Dermo-spinalis: Helm.
Latissimus dorsi dorso-cutaneus: Fürbringer, Beddard (1898), Buri.
Dermo-iliacus: Shufeldt.

Ein dünnes und schmales Muskelband, das meist in wechselnder Weise von den Proc. spinosi dorsaler oder präsacraler Wirbel oder von dem Os ilei entspringt und entweder nach dem Metapatagium verläuft oder mehr parallel zur Wirbelsäule sich nach dem Halse hin wendet. Im ersteren Falle stellt es einen M. latissimus dorsi metapatagialis (*l. d. mpt*), im letzteren einen M. latissimus dorsi dorso-cutaneus (*l. d. dc*) dar; bei mehreren Vögeln finden sich beide zusammen vor. — Bei den Struthiones, Rheae, Casuarii, Phaethon (Beddard), Plotus, Pygosceles (Wa.), den Macrochires (Fürbringer, Buri), Colius (Fürbringer, Buri), Harpactes (?) und den untersuchten Bucerotidae wurde keine hierher gehörende Bildung gefunden [1]). Abgesehen von den erwähnten Ratiten, den Macrochires und Colius, wo die Verhältnisse fraglich liegen, läßt die Vergleichung mit nahestehenden Gattungen und Familien erkennen, daß hier eine sekundäre Reduktion vorliegt.

Der M. lat. dorsi metapatagialis resp. dorso-cutaneus liegt größtenteils direkt unter der Haut. Nur am Ursprunge kann er bei gewissen Vögeln (z. B. bei Gypogeranus, Fulmarus, Puffinus, Spheniscus, den Psittaci [exkl. Cacatua], Pici [Fig. 237] und Atrichia, sowie Alcedo) in größerer oder geringerer Ausdehnung von der Beinmuskulatur (M. sartorius und mitunter M. ilio-tibialis anterior externus und M. iliacus externus) gedeckt werden. Bei den meisten Vögeln liegt er entweder vor derselben (z. B. bei Chauna, den Ciconiidae, Herodias, Catharista, Pelecanus, Fregata, Alca, Larus, Geranus, Opisthocomus, den Columbiformes, Cacatua etc.) oder teilweise oder ganz über derselben (z. B. bei den

1) Bei dem von Mitchell untersuchten Exemplar von Chauna wurde der metapatagiale Zipfel des M. latissimus dorsi posterior gleichfalls vermißt, bei Palamedea dagegen gefunden (Beddard und Mitchell). Das von mir untersuchte Exemplar von Chauna zeigte ihn gleichfalls.

Anseres, Colymbidae, Phoenicopterus, Phalacrocorax, mehreren Charadriidae, Eurypyga, Aramus, Dacelo, Merops, den Todi und namentlich den Passeres [Fig. 238]). Fernerhin deckt er am Ursprunge in wechselnder Ausdehnung den M. latissimus posterior, wobei er sehr oft mit ihm verbunden ist, kann aber auch vor oder hinter ihm liegen. Vor ihm (in seiner ganzen Ausdehnung oder mit seinem größeren Teile) wurde er unter anderen bei Chauna, Phoenicopterus, den Ciconiidae, einigen Accipitres, Pelecanus, Vanellus, Rhynchaea, Parra, Geranus, Psophia, Porphyrio, Crypturus, einzelnen Galli, mehreren Columbae, vielen Psittaci, mehreren Striges), hinter ihm (ganz oder mit seinem Hauptteile) unter anderen bei den meisten Anseres, Hemipodius, Apteryx, den Capitonidae, Rhamphastus, Atrichia, den meisten Passeres und Alcedinidae, Merops quinticolor und apiaster gefunden. Bei der Mehrzahl der Familien beginnt er im vorderen oder mittleren oder hinteren Bereiche des M. lat. posterior; bei Merops philippinus ist er ebenso breit, bei Podicipes cornutus breiter als dieser. Bemerkenswert ist das Verhalten beider Muskeln, wenn dieselben mit ihrem Ursprunge resp. dem hinteren Teile desselben im Gebiete der Beinmuskulatur liegen: entweder decken dann beide diese Muskulatur, wobei sie miteinander verbunden sind (z. B. bei den Anseres, Sula, Eurypyga, Aramus, Todus), oder die Beinmuskulatur schiebt sich zwischen beide ein (z. B. bei den Podicipediformes, Phoenicopterus, den Passeres [Fig. 238], Momotus), oder sie deckt das hintere Ende beider (z. B. bei Gypogeranus, Fulmarus, Puffinus, Spheniscus, den Psittaci, Capitonidae [Fig. 237], Rhamphastus, Atrichia). Das Verhalten des M. latissimus metapatagialis resp. dorso-cutaneus bildet ein charakteristisches systematisches Moment, ist aber nicht von durchgreifender Bedeutung, wie das abweichende Verhalten bei nahen Verwandten (z. B. bei Dacelo und Alcedo, Todus und Momotus etc.) zeigt (vergl. übrigens auch sub M. lat. posterior p. 490). — Im weiteren Verlaufe deckt der Muskel in der Regel den M. lat. posterior, sehr häufig auch den M. lat. anterior (letzteren stets als M. lat. dorso-cutaneus) und tritt an der Insertion zu dem M. serratus metapatagialis oder dem M. cucullaris dorso-cutaneus in direktere oder indirektere Beziehung.

Der Ursprung des M. lat. metapatagialis resp. dorso-cutaneus beginnt in verschiedener, zwischen $^1/_4$—5 Wirbel schwankender Breite; schmal (in der Breite von $^1/_4$—$^7/_8$ Wirbel) entspringt der Muskel z. B. bei Chauna, vielen Anseres, Phoenico-

pterus, Threskiornis, Herodias, Catharista, einigen Falconidae, Pelecanus, Fregata, Crypturus, Megacephalon, den meisten Columbae und Psittaci, den Coccyges, ganz einzelnen Passeres, Alcedo, Pelargopsis, Upupa, Eurystomus, den Caprimulgidae, Podargus, den meisten Striges), ziemlich breit (in der Breite von $2^1/_2$—5 Wirbeln) bei Sula, Otis, Geranus, Gallinula, Ocydromus, Apteryx, einzelnen Passeres und namentlich (5 Wirbel breit) bei Podicipes cornutus; die Mehrzahl der Vögel zeigt einen 1—2 Wirbel breiten Ursprung. Uebrigens wechselt diese Breite auch innerhalb der Familien (insbesondere bei den Steganopodes, Galli, Psittaci und Passeres) nicht unbeträchtlich. — In der Verteilung des Ursprunges auf die einzelnen hier in Frage kommenden Skeletteile ist das Ende der dorsalen und der Anfang der präsacralen Wirbelsäule bevorzugt, in größerer Verbreitung beteiligt sich auch der präacetabulare Teil des Os ilei. Ein lediglich von dorsalen Wirbeln stattfindender Ursprung findet sich bei Chauna, Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, Gypogeranus, Buteo, Haliaëtos, Fregata, Pelecanus, den Alcidae, mehreren Charadriidae, Otis, Geranus, Psophia, Chunga, vielen Fulicariae, Hemipodius, Apteryx, den meisten Galli, den Columbiformes, den Psittaci, den Coccyges, Upupa, Todus, Steatornis, Ketupa, ein lediglich von der präsacralen Wirbelsäule kommender bei vielen Anseres, Carbo, Sula, Himantopus, Eurypyga, vielen Passeres, Dacelo, Pelargopsis, Merops quinticolor und apiaster, Momotus, den Caprimulgidae und meisten Striges. Uebrigens sind diese Verschiedenheiten nur bei großen Differenzen von Gewicht, da bekanntlich die Grenze zwischen dem dorsalen und präsacralen Abschnitte der Wirbelsäule selbst individuell wechseln kann. Dieser vertebrale Ursprung beginnt bei den Carinaten in der Regel aponeurotisch von den Proc. spinosi und den sie verbindenden Ligg. interspinalia (namentlich bei Chauna und Phoenicopterus recht ausgedehnt); vereinzelt (z. B. bei einigen Galli) kann der Muskel hier auch durch eine Art Linea alba mit dem der Gegenseite verbunden sein. Nicht selten steht er auch mit der Ursprungsaponeurose des M. lat. posterior resp. mit dem dorsalen Saume der dorsalen Fascie in Zusammenhang (s. oben). Bei Apteryx wiegt letzterer Ursprung fast ausschließlich vor, indem hier — infolge der Retraktion des Muskels — die aponeurotischen Ursprungsfasern kaum bis zur Mittellinie des Rückens zu verfolgen sind. Am Becken beginnt der M. lat. metapatagialis resp. dorso-cutaneus meist vom Vorderrande des Os ilei, wobei von einem auf die dorsale Ecke desselben

Digitized by Google

beschränkten (z. B. bei Herodias, Botaurus, Vanellus, Charadrius, Crypturus, einzelnen Passeres, Todus) bis über den ganzen Vorderrand ausgedehnten Ursprunge (z. B. bei Ardea, Catharista, Spheniscus, Parra, den meisten Pici, Atrichia, Hirundo) alle Uebergänge aufzufinden sind; vereinzelt (bei Fulmarus, Puffinus, Rhamphastus) wird der ventrale Teil des vorderen Randes resp. der ventrale vordere Winkel eingenommen; bei der Mehrzahl der Passeres erstreckt sich der Ursprung längs des dorsalen Randes des präacetabularen Ileum. Lediglich vom Becken und nicht von Wirbeln entspringt der Muskel bei Fulmarus, Puffinus, den Pici, Atrichia und mehreren Passeres (Megarhynchus, Pipra, Lamprotornis, Pastor, Bombycilla). — Durch die Vergleichung mit verwandten Formen, sowie durch den Verlauf des den Muskel versorgenden Nerven ist unschwer zu erkennen, daß der Ursprung vom Becken und den vom Ende der Dorsalwirbelsäule entfernteren präsacralen Wirbeln einer sekundären Ausbreitung resp. Wanderung des Muskels seine Entstehung verdankt. Aus diesem Grunde wird man in diesem variablen Verhalten kein prinzipielles Moment zur Erkenntnis der früh geschiedenen Hauptabteilungen der Vögel erblicken können, wohl aber ein gutes Merkmal für die Unterscheidung der kleineren Gruppen, die einer jüngeren phylogenetischen Epoche ihre Differenzierung verdanken.

Vom Ursprunge ab wird der M. lat. metapatagialis resp. dorso-cutaneus früher oder später muskulös und verläuft entweder ascendent bis transversal nach dem Metapatagium (M. lat. metapatagialis) oder longitudinal-ascendent bis longitudinal nach dem Halse zu (M. lat. dorso-cutaneus), oder er verteilt sich mit auseinandertretenden Fasern an beiden Regionen (M. lat. metapatagialis + dorso-cutaneus); in letzterem Falle enden mitunter mehrfache Fasern intermediär zwischen beiden an der Schulterfascie (M. lat. omo-cutaneus). Bei einzelnen Vögeln gewinnt er eine noch weitere Verbreitung zur Fascie resp. Haut über dem vorderen Abschnitte der Scapula (Apteryx) und zur Fascie resp. Haut im lateralen Bereiche des Bauches und der hinteren Extremität (gewisse Impennes).

Der M. latissimus dorsi metapatagialis (*l. d. mpt*, Fig. 198) kommt der Mehrzahl der Vogelfamilien [Palamedeae [1]),

1) Bei Palamedea vorhanden (Beddard und Mitchell), bei Chauna von mir (1888) gefunden, von Mitchell (1895) aber vermißt (vergl. p. 497, Anm. 1).

Digitized by Google

den Anseres, den Colymbo-Podicipedes, Ciconiiformes (exkl. Plotus), Tubinares, einigen Impennes, Charadriiformes, Gruiformes, Ralliformes, wahrscheinlich Crypturus, Talegalla, Megacephalon, Opisthocomus, Columbiformes, Psittaci, Coccyges, Galbulae, Halcyones, Upupa, Meropes, Todi und Coraciiformes] zu. Er stellt ein verschieden großes Muskelband vor, das meist mit parallelen oder wenig konvergierenden, seltener divergierenden (z. B. bei einzelnen Accipitres, Spheniscus, Parra, Fulicaria etc.) Fasern nach vorn und abwärts verläuft und sich an das Metapatagium anheftet, wobei es in der Regel den auch hier endenden M. serratus metapatagialis ventral kreuzt und mehr oder minder fest sich mit ihm verbindet; zugleich steht der Muskel hier mit der Schulterflur in Verband. Gewöhnlich endet er mehr oder minder kompakt, nicht selten aber auch (z. B. bei Chauna, Pandion, Haliaetos, mehreren Fulicariae) mit zerstreuten Fasern.

Den Uebergang zum M. lat. dorso-cutaneus resp. ein indifferentes Stadium zwischen ihm und der eben beschriebenen Form repräsentieren diejenigen Vögel, bei denen ein M. latissimus dorsi metapatagialis + dorso-cutaneus zur Beobachtung kommt (Aechmophorus [Beddard][1]), die Alcidae, Larus, die meisten Charadriidae, gewisse Fulicariae, Apteryx, viele Galli, Meiglyptes, Corvus). Namentlich die Galli sind für das Verständnis dieser Bildung maßgebend, indem hier alle möglichen Stufen zwischen einer noch ganz unvollkommenen Trennung (Argus, Numida) und einer fast vollständigen Sonderung beider Teile (Tetraonidae), sowie einer ersten Andeutung des M. lat. dorso-cutaneus (Argus) bis zu einer vollkommenen Ausbildung desselben (unter Verbindung mit dem M. cucullaris dorso-cutaneus resp. partieller Deckung desselben: Tetraonidae) zur Beobachtung kommen. Auch bei Larus und den genannten Fulicariae zeigt sich der M. lat. dorso-cutaneus in ganz geringer Ausbildung, während er bei den Alcidae und meisten Limicolae in höherem Grade entfaltet und mit dem M. cucullaris dorso-cutaneus durch eine lockere Sehne verbunden ist (cf. auch p. 366); der M. lat. metapatagialis ist bei allen gut entwickelt. Bei Meiglyptes und Corvus endlich stellt der M. lat. dorso-cutaneus den Hauptzug dar, während nur geringe Aberrationen in der Richtung nach dem Metapatagium hin Andeutungen eines M. lat. metapatagialis geben.

---

1) Vielleicht handelt es sich bei Aechmophorus (Beddard) auch um einen reinen M. latissimus dorsi dorso-cutaneus.

Ein reiner M. latissimus dorsi dorso-cutaneus (*l. d. dc,* Fig. 237, 238) kommt bei den Cracidae und Pico-Passeres als ein im ganzen parallel zur Wirbelsäule, doch in einiger Entfernung von ihr und oft auch bogenförmig verlaufender und mit der Spinalflur in Verband stehender Muskelzug zur Beobachtung. Bei Crax und Campephilus zu dem M. cucullaris dorso-cutaneus noch in keiner direkten Beziehung stehend, verbindet er sich bei Urax, den Capitonidae, Rhamphastus und einigen Passeres mit ihm durch eine mehr oder minder deutliche elastische Sehne, um endlich bei Dendrotypes, Meiglyptes, Atrichia und den meisten Passeres so vollkommen mit ihm zu verschmelzen, daß er gemeinsam mit ihm ein einheitliches, vom Kopf bis zum Becken oder der präsacralen Wirbelsäule reichendes Muskelband (M. fronto-iliacus Viallane) darstellt, das nur bei Berücksichtigung der Innervation seine Zusammensetzung aus zwei von ganz heterogenen Gebieten abstammenden Abteilungen erkennen läßt (cf. auch M. cucullaris p. 366).

Die Breite des Muskels entspricht einigermaßen der Breite seines Ursprunges, doch nicht genau, da derselbe meist mit einer dünnen Aponeurose beginnt, die sich beim Uebergange in den Muskelbauch zusehends verschmälert. Dieser erreicht nur selten eine ansehnlichere Breite (z. B. bei Podicipes cornutus und gewissen Impennes, danach bei Otis, Geranus, den Fulicariae, Argus etc.); meist ist er mäßig breit bis schmal und kann oft (insbesondere bei den meisten Anseres, Tinnunculus, Tubinares, Sterna, Crypturus, Megacephalon, mehreren Columbae, den meisten Psittaci, den Cuculidae, Pici, den meisten Passeres, Alcedo, Upupa, Eurystomus, den Caprimulgidae, Podargidae und Striges) recht schmal sein.

Seine Dicke ist relativ nicht unansehnlich bei gewissen Impennes, Ocydromus, Hemipodius, mittelgroß bei Phoenicopterus, Herodias, Catharista, Eurypyga, Chionis, Otis, den Alcedinidae, Todus etc., dagegen bei der Mehrzahl ziemlich gering bis gering; ein recht dünner bis sehr dünner Muskel kennzeichnet unter anderen Chauna, die Colymbidae, Ciconiidae, die meisten Falconidae, Pelecanus, Fregata, die Tubinares, Alcidae, Laridae, Parra, die Grues, die meisten Fulicariae, Crypturus, Talegalla, Pterocles, die Psittaci, mehrere Cuculidae, Galbula, Upupa, die Coraciae und Caprimulgi; bei Buteo, Nisus und Galbula ist er mikroskopisch und leitet damit zu den Formen über, wo er ganz fehlt. Auch zeigt er sich oft ungleich entfaltet, derart, daß sein vorderer

Rand mit fast mikroskopischer Feinheit beginnt und sein hinterer eine mäßige Dicke erreicht.

Beide Dimensionen, Breite und Dicke, zeigen manchen Wechsel auch innerhalb der Familien (insbesondere bei den Accipitres, Charadriidae, Fulicariae, Galli), gewähren aber dabei mannigfache Direktiven für die Scheidung der Unterabteilungen.

Die Mm. lat. metapatagialis und dorso-cutaneus zeigen, abgesehen von den bereits beschriebenen Divergenzen und Spaltungen nach der Insertion zu, in der Regel ein einheitliches Gepräge. Eine besondere Ausbildung in zwei Schichten bietet Apteryx dar, wobei indessen nicht völlig ausgeschlossen ist, daß die tiefere Schicht (M. lat. metapatagialis) einem umgewandelten M. lat. anterior ihre Entstehung verdankt.

Die Innervation der betreffenden Muskeln geschieht überall, wo sie untersucht wurde, durch die Nn. latissimi dorsi metapatagialis und dorso-cutaneus, welche in einer sehr wechselnden Weise bald vom N. lat. anterior, bald vom N. lat. posterior abgehen und an der Innenfläche resp. am Unterrande in ihre Muskeln eintreten. Die wahre Erkenntnis namentlich des M. lat. dorso-cutaneus wurde erst durch die Kenntnis der Innervation ermöglicht.

Die Mm. latissimi metapatagialis und dorso-cutaneus stellen oberflächliche Aberrationen des M. latissimus dorsi dar, und zwar in den meisten Fällen von dessen mittlerem oder hinterem Bereiche, der in der Hauptsache jetzt durch den M. lat. posterior repräsentiert wird, aber auch in selteneren Fällen zum Teil in das Gebiet des M. lat. anterior fallen kann. Der ungemeine Wechsel der Lage und Innervation, ferner der Umstand, daß auch bei völlig rückgebildetem Latissimus posterior mitunter ein gut entwickelter M. lat. metapatagialis resp. dorso-cutaneus existiert, endlich das Verhalten bei Apteryx machen es wahrscheinlich, daß die Ausbildung der bezüglichen Muskeln in eine ziemlich frühe phylogenetische Zeit fiel und vielleicht noch vor der Sonderung des vorderen und hinteren Latissimus statthatte.

Ganz außerordentlich sind die Wandlungen, welche dieselben durchgemacht haben, indem namentlich bei dem M. lat. dorso-cutaneus der Passeres der ursprüngliche Beginn von den Wirbeln und die ursprüngliche, dem M. latissimus (posterior) parallele Lage und Faserrichtung aufgegeben und schließlich ein vom Dorsalrande des Beckens beginnender und parallel zur Wirbelsäule nach vorn verlaufender Zug ausgebildet wurde. Danach ist der M.

lat. dorso-cutaneus auch im ganzen als der am meisten umgebildete Muskel anzusehen, während der M. lat. metapatagialis in geringerem Grade von der ursprünglichen Ausbildung dieses Systemes abweicht; als Ausgangspunkt für beide ist eine dünne, aber ziemlich breite Muskellage anzunehmen, die, zur Haut aberrierend, in ihrem hinteren Bereiche eine Richtung nach dem Metapatagium, in ihrem vorderen eine mehr nach vorn zu gehende Direktion besaß.

Die Zugehörigkeit des M. lat. metapatagialis zu dem Latissimus-System wurde bereits von früheren Autoren (Wiedemann, Tiedemann, Meursinge und Humphry) mit Recht hervorgehoben, wenn auch nicht mit Hilfe der Innervation bewiesen; andere Autoren bezweifelten mit Unrecht dieselbe und rechneten den Muskel zur Hautmuskulatur. Die Bedeutung des M. lat. dorso-cutaneus ist vor 1887 verkannt worden.

Auch bei den Reptilien wurde vereinzelt (Phrynosoma [Rüdinger] und bei Krokodiliern cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 730 und 795, sowie IV, 1900, p. 510) eine nach der Fascie der Achselhöhle gehende Aberration beobachtet, die bei Crocodilus eine besondere Selbständigkeit gewinnt. Man kann in ihr ein ganz inkomplettes Homologon (Parallele) mit dem M. lat. metapatagialis erblicken resp. eine erste unvollkommene Andeutung zu einer Sonderung, die bei den Vögeln in Anpassung an ihr Federkleid und ihre Flügelbildung eine so hohe Entwickelung erlangte.

Eine Homologisierung mit Gebilden der menschlichen Anatomie erscheint nicht zulässig. Die dort sehr häufig zu beobachtenden Aberrationen nach der Achselhöhle, nach dem M. pectoralis und nach dem Oberarm stehen der vorliegenden Bildung zu fern, um mit ihr direkt verglichen zu werden.

14. M. deltoides (*d*).

Das Deltoides-System wird bei den Carinaten durch 3 wohlcharakterisierte Muskeln:

A. M. deltoides propatagialis (*d. pt*),
B. M. deltoides major (*d. mj*),
C. M. deltoides minor (*d. min*),

repräsentiert, von denen der zweite (B) den Hauptmuskel der Gruppe bildet, während der erste (A) als ein selbständig weiter entwickelter und an das Propatagium aberrierender ventraler und

Digitized by Google

oberflächlicher Teil desselben aufzufassen ist. Der dritte (C) gehört ebenfalls zum System des M. deltoides (resp. M. dorsalis scapulae), nimmt aber in mancher Hinsicht den beiden anderen Muskeln gegenüber eine selbständigere Stellung ein.

Bei den Ratiten ist in der Regel allein der M. deltoides major nachweisbar; ein M. deltoides propatagialis findet sich nur ausnahmsweise in rudimentärer Bildung, ein M. deltoides minor fehlt vollkommen oder wenigstens als selbständiges Gebilde [1]).

a) Deltoides propatagialis (longus und brevis) (*d. pt*, *d. pt. lg*, *d. pt. br*) nebst Propatagialis longus (*pt. lg*) und brevis (*pt. br*) (Fig. 198, Fig. 213—231, Fig. 251).

1) *Deltoides propatagialis longus:*

M. quintus: Steno.
Le grand extenseur de la membrane externe de l'aile: Vicq d'Azyr.
Langarmiger Muskel: Merrem.
Spanner der vorderen Flügelhaut, Tensor membranae alae anterioris: Wiedemann, Tiedemann.
Von Furcula und Scapula kommender Kopf des Tensor membranae anterioris alae: Heusinger.
Langer Spanner der vorderen Flügelhaut: Carus.
Teil des Spanners der vorderen Flughaut, des Tensor membranae anterioris alae: Meckel, Meursinge, Klemm.
Erster (von Furcula und Scapula kommender) Kopf des langen Muskels der vorderen Flügelfalte (M. plicae alaris anterioris longi) resp. Teil desselben: Schöpss, Stannius, Gurlt, Pfeiffer, Weitzel, Perrin.
Deltoid (?): Reid.
Premier chef du m. tenseur de la membrane antérieure: Lauth.

---

1) Ich reihe hier auch den „Accessory biceps" Beddard's, den derselbe bei Rhinochetus (und einem anderen ihm aus dem Gedächtnis gekommenen Vogel) fand. Dieser Muskel kommt vom Humerus, direkt unter der Insertion des M. deltoides major und verläuft lateral vom N. radialis nach unten, wobei er sich verschmälert und in eine Endsehne übergeht, welche nach dem Radius hin gerichtet ist, aber (wegen Verletzung?) nicht bis zu ihrer Insertion verfolgt werden konnte. Zum System des Biceps ist dieser Muskel nicht zu rechnen; eher gehört er zu dem des Deltoides oder der Supinatoren, zeigt auch gewisse Aehnlichkeit mit dem M. humero-radialis der Rhynchocephalier und Krokodilier. Doch verbietet die unvollkommene Beschreibung bestimmtere Angaben.

Digitized by Google

Caput superius m. plicae alaris anterioris magnae: d'Alton.

Caput primum s. magnum m. tensoris membranae anterioris alae (interior lacinia): Thuet.

Hauptportion des Tensor membranae alaris superioris s. cubitalis: Mayer.

Spanner des Windfanges, schwächere Portion: Prechtl.

Teil des Tensor praealaris: Sundevall.

Tensor membranae alaris magnae, Großer Flughautspanner: Nitzsch-Giebel (Picus).

Teil des Tensor patagii (lange oder Hauptsehne): Nitzsch-Giebel (Larus).

Teil des Tensor patagii longus s. magnus: Nitzsch-Giebel, Garrod, de Man, Reinhardt, Beddard, Shufeldt, Smith, Beddard and Mitchell.

Teil des Wingfolder (Extensor plicae alaris): Haughton.

M. tensor longus membranae alae anterioris: Rüdinger.

Teil des Tensor plicae alaris (alae anterioris): Coues, Ulrich.

Vom Deltoideus major kommende Fasern des M. tensor longus patagii (membranae) anterioris alae: Selenka.

Teil des Extensor longus alaris: Perrin.

Cléïdo-metacarpien ou Tenseur marginal de la membrane antérieure de l'aile: Alix, Gervais et Alix, Viallane, Filhol.

Tensor patagii longus resp. Deeper portion of the Tensor pat. long: Watson, Weldon, Beddard (1896).

Deltoides propatagialis longus: Fürbringer, Gadow, Buri.

Faisceau musculaire du deltoïde ou tenseur marginal: Buchet.

Slip from the M. deltoides to the Propatagialis longus: Newton-Gadow.

Patagialis longus: Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1898).

2) *Deltoides propatagialis brevis:*

Kurzer Spanner der vorderen Flügelhaut: Carus.

Teil des Spanners der vorderen Flughaut, des Tensor membranae anterioris alae: Meckel, Meursinge, Klemm, Haswell.

Erster (von Furcula und Scapula entspringender) Kopf des kurzen Muskels der vorderen Flügelfalte (M. plicae alaris anterioris brevis) resp. Teil des M. plicae alaris anterioris brevis: Schöpss, Stannius, Gurlt, Pfeiffer, Weitzel.

Premier chef du m. tenseur de la membrane antérieure: Lauth.
Long and middle head of the triceps flexor cubiti: Reid.
Cap. superius m. plicae alaris anterioris brevis: d'Alton.
Cap. primum s. magnum m. tensoris membranae anterioris alae (exterior lacinia): Thuet.
Hauptportion des Tensor membranae alaris superioris s. cubitalis: Mayer.
Stärkere Portion des Spanners des Windfanges: Prechtl.
Teil des Tensor praealaris: Sundevall.
Levator antibrachii musculipetus: Nitzsch-Giebel (Picus).
Teil des Tensor patagii: Nitzsch-Giebel (Larus).
Teil des Tensor patagii brevis s. Levator antibrachii: Nitzsch-Giebel (Upupa), Garrod, de Man, Reinhardt, Forbes, Weldon, Beddard, Shufeldt, Smith, Beddard and Mitchell.
Tensor patagii radialis: Nitzsch-Giebel.
Teil des Wingfolder (des Extensor plicae alaris): Haughton.
M. tensor brevis membranae alae anterioris: Rüdinger.
Teil des Tensor plicae alaris (resp. alaris anterioris): Coues, Ulrich.
Vom Deltoideus major kommende Fasern des Tensor brevis patagii (membranae) anterioris alae: Selenka.
Anterior portion of the differentiated deltoid (Part of the Extensor plicae alaris): Perrin.
Cléïdo-épicondylien ou tenseur moyen de la membrane antérieure de l'aile: Alix, Gervais et Alix, Viallane.
Deltoïde et tenseur de l'aile: Jullien.
Deltoides propatagialis brevis: Fürbringer, Gadow, Buri.
Slip from the M. deltoides to the M. propatagialis brevis: Newton-Gadow.
Patagialis brevis: Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1898).
Tensor patagii brevis: Beddard (1896).

Der M. deltoides propatagialis repräsentiert eine in der Regel nur den Carinaten zukommende, diesen aber niemals fehlende Bildung und stellt einen verschieden großen Muskel dar, der, von dem vorderen und dorsalen Bereiche der Clavicula, oft auch von

Digitized by Google

dem Acromion ausgehend, oberflächlich und ventral von dem M. deltoides major meist bis zum Anfang des Humerusschaftes, häufig aber auch noch weiter verläuft und sich schließlich in der Regel nicht mit dem Skelet, sondern mit dem Propatagium verbindet. Er geht hier in verstärkte Sehnenzüge desselben über, von denen der marginale (im Rande des Propatagium liegende) sich bis zur Hand und dem Ende des Vorderarmes erstreckt (Propatagialis longus), während der brachiale (mehr in der Nähe des Humerus verlaufende) an dem proximalen Bereiche des Vorderarmes endet (Propatagialis brevis).

Beide aus dem propatagialen Bindegewebe herausgebildeten Sehnenzüge fungieren somit als Endsehnen des M. deltoides propatagialis, sie nehmen aber auch außerdem noch die Mm. cucullaris propatagialis, pectoralis propatagialis und biceps propatagialis resp. deren Sehnen auf und repräsentieren damit Kollektiv-Endsehnen für alle die genannten, zur vorderen Flughaut in Beziehung stehenden Muskel- und Sehnengebilde. Die Termini Propatagialis longus und Pr. brevis (= Tendo propatagialis longa und brevis) bezeichnen somit nicht allein die Endsehnen des M. deltoides propatagialis, sondern die allen propatagialen Muskeln gemeinsamen Insertionssehnen.

Bei vielen Vögeln ist der M. deltoides propatagialis in 2 getrennte Muskeln gesondert, von denen der eine mit dem Propatagialis longus (Tendo prop. lg.), der andere mit dem Prop. brevis (Tendo prop. br.) sich verbindet; ersterer mag M. deltoides propatagialis longus, letzterer M. deltoides propatagialis brevis heißen.

A. M. deltoides propatagialis (longus und brevis) (*d.pt, d.pt.lg, d.pt.br*).

Der M. deltoides propatagialis liegt in der Regel in seiner ganzen Ausdehnung unter der Haut; nur mitunter zieht der Endabschnitt des M. cucullaris über seinen Anfang. Andererseits deckt er in sehr wechselnder Weise die Mm. deltoides major, deltoides minor und coraco-brachialis anterior, kann aber auch rein ventral von dem erstgenannten Muskel liegen (Näheres s. sub M. deltoides major und minor); bei den Impennes deckt er auch direkt den Anfang des clavicularen Kopfes des M. anconaeus scapularis. Sein ventraler Saum grenzt an die Mm. pectoralis thoracicus und propatagialis an und verwächst sehr oft früher oder

Digitized by Google

später mit letzterem; sein dorsaler Rand legt sich über den M. delt. major resp. bei hoher Breitenentfaltung des Muskels (Psittaci, Fig. 217) über den M. anconaeus scapularis.

Für den Ursprung des Muskels bildet der dorsale Bereich der Clavicula den Hauptausgangspunkt; von da aus greift er aber auch sehr oft nach hinten auf das Lig. acromio-claviculare und das Acromion, nicht selten lateralwärts auf das Lig. acrocoraco-claviculare und selbst, jedoch seltener, das Acrocoracoid über; sehr selten wird der Ursprung von der Clavicula ganz aufgegeben. Ein rein claviculärer Ursprung kommt mehr als der Hälfte der untersuchten Familien zu. Bei guter Ausbildung des supracoracoidalen Teiles der Clavicula kann er sich auf diese beschränken (z. B. bei Cygnus ferus, Phoenicopterus, den Pelargi, Catharista, Aramus); meist greift er auch noch auf den acrocoracoidalen Teil über (z. B. bei Chauna, den meisten Ciconiidae, vielen Accipitres, Plotus, den Tubinares, den Alcidae und meisten Charadriidae [exkl. Parra], Eurypyga, Buceros etc.) oder lokalisiert sich selbst (meist bei mangelhafter Ausbildung des supracoracoidalen Teiles) auf die acrocoracoidale Clavicula (z. B. bei den Colymbo-Podicipedes, Ardeidae, Parra, Otis, Geranus, den Fulicariae, Coccyges, Galbulae, Pico-Passeres, Colii, Upupa); bei den Laridae erstreckt er sich sogar bis zu dem subcoracoidalen Bereiche der Clavicula. Ein Uebergreifen des claviculären Ursprunges auf das Lig. acromio-claviculare und Acromion wurde bei Chunga, Pandion, den meisten Steganopodes, Psophia, den Columbiformes und meisten Coraciiformes, auf das Lig. acrocoraco-claviculare bei einzelnen Anatinae, Spheniscus, Crypturus, den meisten Galli, Opisthocomus, den meisten Halcyoniformes, Eurystomus etc., auf das letztgenannte Band und das Acrocoracoid bei Hemipodius und den Macrochires, auf Acromion und Acrocoracoid bei den Psittaci beobachtet. Bei den Todi entspringt der Muskel vom Acrocoracoid und Lig. acrocoraco-claviculare, aber nicht mehr von der Clavicula.

Zu diesem Ursprunge gesellt sich bei einigen Vögeln noch eine scapulare Ankerung von dem Dorsalsaume der scapularen Außenfläche; dieselbe wurde bei Sula und der Mehrzahl der Psittaci in sehr wechselnder Ausbildung beobachtet.

Meist entspringt der Muskel sehnig-fleischig, mitunter aber auch rein muskulös oder rein sehnig und geht hierauf, oft unter anfänglicher Divergenz seiner Bündel, in einen in der Regel mehr oder minder platten Muskelbauch über, der mit parallelen oder konvergierenden Fasern bis zum Niveau der Crista lateralis

Digitized by Google

des Humerus, oft auch noch viel weiter distalwärts sich erstreckt, bis er in die breitere oder schmälere Endsehne resp. den Endsehnenkomplex (Propatagialis longus und brevis) sich fortsetzt; häufig zeigt er hierbei, wie bereits oben angedeutet, einen Zerfall in 2 mehr oder minder getrennte Muskeln (M. deltoides propatagialis longus und brevis).

Das Verhalten des Muskelbauches mit Rücksicht auf seine Einheitlichkeit oder Sonderung bietet eine große Mannigfaltigkeit dar. Der Mehrzahl der Vogelfamilien (allen Schwimm- und Sumpfvögeln, mit Ausnahme von Chauna, Phoenicopterus und einigen Tubinares, ferner den meisten Accipitres, Hemipodius, Crypturus, den meisten Galli, Opisthocomus, mehreren Psittaci, Atrichia, Colius, Harpactes, Buceros convexus, den meisten Todi, Caprimulgi und Striges) kommt ein einheitlicher (Fig. 198, Fig. 213—223, Fig. 227, Fig. 230, Fig. 242) Muskel zu, der in der Regel geradlinig endet und auch meist in eine anfangs einheitliche Aponeurose übergeht, die sich allerdings gewöhnlich sofort oder bald in Propatagialis longus und brevis sondert. Bei Nisus, Tinnunculus, Talegalla, Megacephalon, den Cracidae, den Columbiformes, mehreren Psittaci (Fig. 217), Corythaix, den meisten Cuculidae, Galbula, Campephilus, Gecinus, mehreren Halcyoninae und Bucorvus geht der in seiner Hauptausdehnung gleichförmige Muskel am Ende in 2 Muskelzipfel aus, von denen der kleinere ventrale in den Propatagialis longus und der größere dorsale in den Propat. brevis sich fortsetzt. In weiterer Sonderung beginnt sich der proximal noch einheitliche Muskel in seinem distalen Bereiche zu spalten (Chauna, Palamedea [Beddard and Mitchell], Tinnunculus [ind.], Puffinus, Fulmarus, Menura [Ga.], Pelargopsis), die Spaltung erstreckt sich weiter und weiter proximalwärts (Rhamphastus, Eurylaemus [ind.], Alcedo [Fig. 224], Merops [e. p], Eurystomus), bis endlich der Muskel vollkommen in die Mm. deltoides propatagialis longus (*d. pt. lg*) und brevis (*d. pt. br*) zerfallen ist (Indicator, Capitonidae [Fig. 225], Dendrotypes, Meiglyptes, Passeres inkl. Eurylaemus [Fig. 226], Macrochires [Fig. 228, 229], Merops [e. p.], Upupa [Fig. 231], Buceros rhinoceros [Garrod]). Es ist nicht schwer, die systematische Bedeutung dieser Verhältnisse zu erkennen, zugleich aber auch die mannigfachen Uebergangsbildungen innerhalb der Familien zu sehen. — Sonderungen anderer Art, von minderem Gewichte, wurden auch bei Phoenicopterus und den Cracidae beobachtet.

Digitized by Google

Die Größe des Muskelbauches ist nicht minderem Wechsel unterworfen.

1) Einheitlicher oder sehr unvollkommen geteilter M. deltoides propatagialis (*d. pt*). Die Länge desselben variiert innerhalb der Extreme von $^1/_5$ (Sula) und $^5/_6$ (Colius, Fig. 227) der Länge des Oberarmes; ein relativ kurzer Muskel (von $^1/_5 - ^2/_7$ Oberarmlänge) findet sich bei Chauna, Cygnus, den Colymbo-Podicipedes, Phoenicopterus, den meisten Ciconiidae (Fig. 222) und Ardeidae, den meisten Steganopodes, Geranus etc.; ein relativ langer ($^3/_5 - ^5/_6$ Oberarmlänge) bei Gallus, Opisthocomus, den Columbae, fast allen Psittaci (Fig. 217), Corythaix, Colius (Fig. 227), einigen Pici, Atrichia, Harpactes; die Mehrzahl zeigt eine mittlere, übrigens selbst innerhalb engerer Gruppen nicht unwesentlich differierende Länge. Die Breite wird gering bis sehr gering bei den Colymbidae, Ardeidae, den meisten Fulicariae, Bucorvus und namentlich bei Psophia (Fig. 223), Ocydromus und Buceros, ansehnlich bis sehr ansehnlich bei Platalea, Carbo, Crypturus, den Galliformes (Fig. 213) und Columbiformes, mehreren Pici, Colius (Fig. 227), den Halcyoninae, Momotus, Eurystomus, und namentlich Alca, vielen Columbae und den Psittaci (Fig. 217) gefunden. Die Dicke ist ziemlich unbedeutend bei Chauna, mehreren Anseres, den Colymbo-Podicipedes, den Ciconiidae, Plotus, Pelecanus, den Gruidae und Verwandten, mehreren Fulicariae, Hemipodius, Buceros etc., recht gut entwickelt bei den meisten Galli, den Columbiformes, Colius, Upupa, den Todi, Pterocles, Eurystomus; namentlich bei den Columbae kommt sie zu ansehnlichster Entfaltung. — Ein bis zum Ende der Crista lateralis humeri reichender, mittelbreiter und nur den ventralen Teil des M. deltoides major deckender, sowie mäßig dicker Muskel ist hierbei im allgemeinen als Ausgangspunkt anzunehmen.

2) Mehr oder minder vollkommen geteilte Mm. deltoides propatagiales longus und brevis (*d. pt. lg*, *d. pt. br*). Der M. delt. propat. brevis stellt den längeren und in der Regel (mit individueller Ausnahme von Cypselus) auch den breiteren Muskelbauch dar. 1) M. deltoides propatagialis brevis (*d. pt. br*). Die Dicke des Muskels ist (abgesehen von Buceros) immer ansehnlich, seine Länge wechselt innerhalb der Grenzen $^1/_3 — ^1/_2$ (z. B. bei einigen Passeres, Alcedo, Buceros, Eurystomus) und $^4/_5$ bis ganzer Oberarmlänge (bei einzelnen Passeres und namentlich der Mehrzahl der Macrochires). 2) M.

Digitized by Google

deltoides propatagialis longus (*d.pt.lg*). Von geringer bis ziemlich geringer Dicke bei Indicator, den Capitonidae und mehreren Passeres, Merops, Upupa, Eurystomus, von ansehnlicher bis sehr ansehnlicher bei den Macrochires (Fürbringer, Buri). Die Länge schwankt von $^1/_6$—$^1/_4$ (bei Indicator, den Capitonidae, einzelnen Passeres, Merops, Upupa, Eurystomus), bis zu $^1/_2$—$^2/_3$ Oberarmlänge (Hylactes, meiste Macrochires etc.); die Extreme werden einerseits durch Eurystomus und Buceros rhinoceros, andererseits durch Cypselus und Trochilus vertreten; bei Anthracoceros convexus ist der Muskel ganz zurückgebildet.

In der Regel ist der M. delt. propat. ansehnlicher als der M. delt. minor; er kann aber auch bedeutender werden als der M. delt. major: bei den Psittaci und Trochilidae übertrifft er diesen Muskel meist um ein Vielfaches[1]). Die Größe des M. delt. propat. long. ist in der Regel beträchtlicher als die des M. cucullaris propatagialis (s. p. 367), seltener (z. B. bei Hirundo und Artamus) wird letzterer etwas stärker. Dem M. pectoralis propatagialis longus ist er meist gleich stark oder steht ihm ein wenig nach.

Wie bereits oben betont, geht der Muskel in der Regel durchaus in das Propatagium über; doch enden mitunter (z. B. bei Phaethon [Beddard], Eurypyga, einigen Psittaci, Steatornis) einzelne Muskelfasern auch an der Crista lateralis humeri — ein Verhalten, das eine Uebergangsbildung zu dem M. delt. maj. ausdrückt und die Entstehung des M. delt. propatagialis als oberflächliche Aberration dieses Muskels demonstrieren hilft. — Uebrigens scheint die Sonderung des M. deltoides propatagialis als selbständiger Muskelbauch dem M. deltoides major gegenüber sich ontogenetisch sehr früh zu vollziehen; bei den daraufhin untersuchten Vögeln (Anser, Limosa) war bereits bei recht jungen Stadien ein deutlicher M. deltoides propatagialis nachweisbar.

B. Propatagialis longus und brevis (Tendo propatagialis longa und brevis) (*pt*, *pt.lg*, *pt.br*).

Während des, bereits oben besprochenen, Ueberganges in die Sehne resp. die beiden Sehnen, oder auch etwas früher (noch am

---

1) Hierbei kann er bei den verschiedenen Gattungen der Psittacidae den M. deltoides major entweder ganz oder teilweise bedecken. Beddard und Parsons knüpfen an diese Differenz systematische Folgerungen.

Digitized by Google

Ende des Muskelteils) oder später (am Anfange der Sehne) verbindet sich der M. deltoides propatagialis (*d.pt*) resp. M. delt. propat. longus (*d.pt.lg*) und brevis (*d.pt.br*) mit dem M. pectoralis propatagialis (*p.pt*) resp. den beiden (bei mehreren Galli drei inkl. *p.pt.p*) Mm. pect. propat. (*p.pt.lg*, *p.pt.br*) oder deren Endsehnen (cf. p. 430). Die hierbei zu beobachtende Mannigfaltigkeit ist eine außerordentliche, aber nicht schwer wiegende (vergl. die specielle Beschreibung in den Untersuchungen etc., p. 590—613). Beide, Deltoides und Pectoralis, sind die Hauptkomponenten an der Bildung des Propatagialis longus (*pt.lg*) und brevis (*pt.br*), wobei der letztere (brevis) gewöhnlich mit seinem Hauptteile aus dem Deltoides, mit einem kleineren Teile aus dem Pectoralis sich fortsetzt (resp. sich mit ihm verbindet), während der erstere (longus) zu wechselnden Anteilen mit beiden Muskeln in Verband steht.

Gleichfalls gesellt sich dem Anfange der Endsehne des M. delt. propat. longus bei mehreren Familien (angedeutet bei einzelnen Galli, besser entwickelt bei den Psittaci, den Pici, den meisten Passeres und Upupa) der M. cucullaris propatagialis (*cuc.pt*, cf. p. 367) bei, indem er sich entweder direkt und fleischig (bei den Capitonidae, mehreren Passeres etc.) oder durch eine kürzere oder längere elastische Sehne (bei den Picidae und den meisten Passeres) mit ihr verbindet. Viel später, im weiteren Verlaufe, mitunter erst in der Mitte des Propatagium geht der M. biceps propatagialis (*b.pt*, cf. p. 476 f.) in die gemeinsame Sehne resp. meist in den Patagialis longus ein.

Cucullaris und Biceps bilden die accessorischen, Deltoides und Pectoralis die hauptsächlichen Komponenten für die Propatagiales.

Die Propatagiales (longus und brevis) finden sich bei allen Carinaten, unter den Ratiten bei dem oben erwähnten Exemplare von Struthio und in rudimentärer Ausbildung bei Apteryx (ind.?), in letzterem Falle, ohne daß ein M. deltoides oder pectoralis propat. entwickelt wäre.

Bei sehr vielen Vögeln steht die gemeinschaftliche Sehne mit ihrem Anfange durch eine verschieden starke sehnig-elastische Oberarm-Ankerung mit der Crista lateralis humeri im Zusammenhang. Dieselbe wurde namentlich bei den Colymbidae, Phoenicopterus, Ciconiidae, Accipitres, einigen Steganopodes, Tubinares, den Laridae und Charadriidae etc., Geranus und Verwandten gut entwickelt gefunden, und zwar bald mehr sehnig,

Digitized by Google

bald mehr elastisch, mitunter auch in doppelter Anordnung; bei anderen Vögeln (z. B. Chunga, den Fulicariae, Hemipodius, Crypturus, den Galli etc.) war sie schwächer entfaltet oder wurde ganz vermißt. Wenn Propatagialis longus und brevis frühzeitig getrennt sind, kann sie sich bald mit ersterem (z. B. bei Puffinus), bald mit letzterem (z. B. bei den Psittaci), bald mit beiden (z. B. bei Heliornis [Beddard], den Ciconiidae) verbinden.

Propatagialis longus und brevis sind in den bereits oben (p. 511 f.) erwähnten Fällen einer partiellen oder vollkommenen Sonderung in M. deltoides propat. longus und brevis von Anfang an getrennt (Fig. 217, 224—229, 231); ebenso gehen die oft deutlich entwickelten Muskelzipfel des M. delt. propat. (p. 510) in der Regel direkt in die gesonderten Propatagiales über resp. sind von einem schmalen Sehnensaume umgeben, der sich sofort in sie teilt. Eine mit dem Anfange des Sehnenteiles zusammenfallende Trennung findet sich auch noch bei den meisten Accipitres (Fig. 216), Vanellus, Otis, Fulica, Opisthocomus, den Psittaci, den meisten Coracornithes (Fig. 221, 230) [soweit hier nicht schon der Muskel gesondert ist], eine baldige bei den Anseres (Fig. 198), Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii (Fig. 222), einzelnen Accipitres (Fig. 216), den meisten Steganopodes (exkl. Fregata), mehreren Tubinares, den meisten Charadriidae und Fulicariae, Hemipodius, Crypturus und den meisten Galli (Fig. 213); erst im weiteren Verlaufe der Sehne findet sie statt bei Colymbus, Fregata, einzelnen Tubinares, den Alcidae, Psophia (Fig. 223), Geranus, Aramus, Chunga (Fig. 215), Ocydromus, Argus; sie geschieht unvollkommen bei einzelnen Tubinares (insbesondere Oestrelata Lessoni [Fo.]), gewissen Impennes (z. B. bei Eudyptes) und den untersuchten Embryonen und kann selbst unterbleiben (Struthio, einige Impennes [Fig. 251], Apteryx). Im allgemeinen, doch nicht ohne Ausnahmen (z. B. bei Fregata und Oestrelata), bezeichnet die früheste Sonderung die höchste, die späteste oder unterbleibende die tiefste Stufe der Ausbildung resp. die Rückbildung des Muskels. Sehr interessant ist das wechselnde Verhalten der Tubinares, die bald den höchsten Formen der Vögel sich anschließen, bald den tieferstehenden und selbst den Impennes sich nähern können. — Auch in den Fällen, wo der Propatagialis brevis mit sehr frühe gespaltenen Sehnenzügen beginnt (s. unten), erfolgt die Ablösung des Propatagialis longus von ihm in der Regel früher als die Trennung dieser Sehnenzüge voneinander; mitunter kann sich auch letztere Trennung gleichzeitig (z. B. bei Larus [Fig. 219], Hi-

Digitized by Google

mantopus, Parra, Todus [Fig. 221]) oder selbst etwas früher (z. B. bei Phoenicopterus, Fregata, Vanellus) als die Sonderung beider Propatagiales vollziehen.

I. Propatagialis longus (*pt. lg*).

Der Propatagialis longus stellt eine lange Sehne dar, welche, eine marginale Verdickung des Propatagium repräsentierend (und allenthalben hier mit der Haut verbunden), in dessen freiem Rande bis zur Hand und zum Ende des Radius sich begiebt und sonach bei erschlafftem Flügel winkelig gebogen, bei gespanntem mehr geradlinig verläuft. In der Regel beginnt sie sehnig, geht dann früher oder später in einen kürzeren oder längeren, meist verdickten elastischen Zug (Elastik, ε) über, dessen Länge der Gegend der Ellenbeuge entspricht, wird dann wieder sehnig resp. sehnig-elastisch und zieht so parallel dem Radialrande des Vorderarmes zu ihrer Insertionsstelle; bei sehnig-elastischer Beschaffenheit ist sie hierbei sehr oft aus 2 Zügen zusammengesetzt, von denen der marginale vorwiegend sehnig, der dem Radius mehr genäherte vorwiegend elastisch ist; mitunter wiegt am Ende wieder das elastische Gewebe vor. Die Endigung erfolgt immer am Metacarpus I, oft auch noch am Handgelenke und dem distalen Ende des Radius; nicht selten (insbesondere bei den meisten Accipitres [exkl. Cathartidae], einzelnen Steganopodes und Tubinares, den Laro-Limicolae, einigen Fulicariae, einzelnen Galli und Psittaci, Cuculus, einzelnen Passeres und den meisten Striges) findet sich hier noch ein verschieden entwickeltes Sesambein, Epicarpium, das bei einiger Größe mit dem Radius artikuliert.

In seiner sonstigen Ausbildung bietet der Propat. longus mannigfache, aber nicht schwerwiegende Variierungen dar. Der erste Abschnitt desselben (bis zum Beginn der Elastik) zeigt alle möglichen Grade von Stärke (am kräftigsten bei den Macrochires, am schwächsten bei Plotus, Fregata, Geranus und Verwandten, Hemipodius, Caprimulgus, Steatornis). Oft läßt er eine spitzwinkelige Kreuzung seiner Sehnenfasern erkennen, welche der verschiedenen Zugrichtung des Pectoralis und Deltoides propat. entspricht; vereinzelt (bei Porphyrio) setzt er sich aus 3 nebeneinander laufenden und unvollkommen verbundenen Zügen zusammen. Früher (besonders schnell bei den Macrochires) oder später (nach längerem Verlaufe bei Phoenicopterus, den Ciconiidae, Catharista, Steganopodes, Alcidae etc.) geht er in die Elastik

Digitized by Google

über, die bald ziemlich lang und schlank (z. B. bei den Colymbidae, den meisten Steganopodes, den Tubinares, Laridae, Charadriidae, Fulicariae, Opisthocomus, den Striges), bald ausgedehnt, breit und kräftig (z. B. bei Chauna, den Anseres, Phoenicopterus, einzelnen Steganopodes, namentlich aber Otis, Crypturus und den Galli), bald ganz kurz und dick (bei den Macrochires und Colius), bald kurz und schwach (z. B. bei Alcedo), bald ganz rückgebildet ist (Impennes); nicht selten lassen sich in ihr 2 gut gesonderte Stränge unterscheiden. Meist nimmt die Elastik die Sehne des Biceps propatagialis auf; minder häufig verbindet sich dieselbe mit dem ersten Abschnitte des Propatagialis longus oder strahlt in der Hauptsache zwischen diesem und dem Propat. brevis aus.

Die Entfernung vom Humerus und Radius steht naturgemäß zu der Breitenentfaltung des Propatagium in direktem Verhältnisse; da, wo dieses schmäler ist (bei den untersuchten Embryonen, ferner bei mehreren Tubinares, den Alcidae, Ocydromus, namentlich aber bei Struthio, den Impennes und Apteryx), liegt sie dem Flügelskelet näher; bei mehreren Impennes ist sie dem vorderen Rande des Humerus durch festes Bindegewebe direkt angeschlossen. Aber auch bei anderen Vögeln vermitteln vereinzelte dünnere Sehnenstreifen die Verbindung mit Humerus, Propat. brevis und Vorderarm (besonders charakteristisch, wie es scheint, bei Heliornis [Beddard]). Am bemerkenswertesten sind dieselben in der Ellenbeuge, wo sie einen verschieden stark entwickelten Sehnenzug darstellen, der, meist von der Elastik ausgehend, zu dem Anfange der Sehne des M. extensor metacarpi radialis (superficialis) und dem Ende des distalen Zuges des Propat. brevis sich begiebt. Dieser Sehnenzug, Vorderarm-Ankerung (σ) des Propat. longus, findet sich am besten bei Schwimm- und Sumpfvögeln (Fig. 214, 218—220, 222), sowie bei Accipitres (Fig. 216) entfaltet, während er bei den anderen Vögeln meist sich nicht so deutlich heraushebt; bei Anser, den Colymbidae, Phoenicopterus, Platalea, Threskiornis, Ardea, Pelecanus, Prion, Ossifraga, den Alcidae[1]), Rhynchaea, den Parridae, Otis, Chunga

1) Diese Vorderarm-Ankerung ist unter den Alcidae bei Alca, Uria, Synthliborhamphus (Forbes) und Lunda (Forbes) schmal und einfach, bei Ceratorhyncha (Forbes) komplizierter und mehr den Verhältnissen bei den Laridae gleichend. Unter den Laridae zeigen Larus argentatus (Forbes), Rissa rissa (Forbes) und Rhynchops (Beddard) eine recht komplizierte Gestaltung derselben (Zerfallensein in feinere sehnige Fascikel). Larus (argentatus und glaucus

(indiv.), Psittaci etc. schwach und dünn, gewinnt er bei vielen Anseres, Ciconia, Gypaëtos (Nitzsch), den meisten Steganopodes, vielen Tubinares (Fig. 220), den Laridae (Fig. 219) [1]) und größeren Charadriidae eine ansehnlichere Entwickelung. Meist verbindet er sich gleichzeitig mit dem distalen Teile des Propat. brevis und dem benachbarten Bereiche der Extensor-Sehne, mitunter auch bloß mit letzterer (z. B. bei Catharista, Plotus, Puffinus, Majaqueus [Forbes]) oder allein mit Propat. brevis, um erst durch dessen Vermittelung zur Sehne zu gehen (z. B. bei Rhynchaea, Parra [Fig. 218], Otis). In gewissen Fällen (bei Podicipes, Oestrelata Lessoni [Forbes], den Impennes [Fig. 251]) kann die Verbindung mit dieser Sehne eine ausgebreitetere werden; dann resultiert der bereits oben (p. 514) notierte ausgedehntere Zusammenhang von Propatagialis brevis und longus. Neben dieser sehnigen Anheftung des Propat. longus am M. extensor metacarpi radialis kommen auch vereinzelte muskulöse Verbindungen beider vor, indem entweder der Propat. longus ein von dem M. extensor aberrierendes Bündelchen aufnimmt (Himantopus) oder einem accessorischen Ursprungskopfe desselben zum Ursprunge dient (Oestrelata Lessoni [Forbes], Sterna).

II. Propatagialis brevis (*pt. br*).

Der Propatagialis brevis ist repräsentiert durch den kürzeren, aber meist komplizierter und stärker gebauten Sehnenkomplex, der in der Hauptsache, vom M. deltoides propat. (brev.) beginnend, im basalen, dem Oberarm benachbarten Teile des Propatagium nach dem Anfange des Vorderarmes zieht, wo er sich in der Regel mit der Sehne des M. extensor metacarpi radialis (superficialis) [2]) und der proximalen Fascie der Streckseite des Vorder-

---

nach Forbes, marinus und ridibundus nach eigener Untersuchung, Fig. 219 ><), sowie Sterna (eigene Untersuchung) zeigen auch einen kleinen Knochenkern an der Verbindungsstelle mit dem M. extensor metacarpi radialis. (Vergl. auch Beddard 1896, der in dieser Abhandlung über Rhynchops eine Anzahl noch nicht edierter nachgelassener Manuskript-Zeichnungen von W. A. Forbes wiedergiebt). In noch höherer Entwickelung treten diese Knochenkerne bei den Tubinares (Fig. 220 > und >><) auf (s. p. 521.)

1) S. vorstehende Anmerkung.

2) Ich übernehme hier den gemeinhin in der Vogelanatomie eingebürgerten Namen für diesen Muskel, obwohl derselbe nur ein rein beschreibender ohne jede vergleichende Bedeutung ist. Nach

Digitized by Google

armes verbindet. In der Regel ist er rein sehnig oder ganz überwiegend rein sehnig; elastisches Gewebe tritt vereinzelt hervor (z. B. bei Steatornis nach Burl).

Die Ausbildung des Propat. brevis zeigt eine außerordentliche Mannigfaltigkeit und ist von ebenso großer Bedeutung für das Verständnis der Sehnenentwickelung aus indifferenten Bindegewebsmassen, wie für die Systematik der Vögel.

Im folgenden können nur die Grundzüge skizziert werden; hinsichtlich der Details wird auf die specielle Beschreibung und auf die Abbildungen verwiesen (s. auch Untersuchungen, 1888).

1. Als Ausgangspunkt dient die Entfaltung als breiter und ziemlich dünner Sehnenzug, der ohne besondere Differenzierung sich breit an die Sehne des M. extensor (*e. m*) und die Vorderarmfascie ansetzt (meiste Anseres [Fig. 198], Geranus, Crypturus, viele Galli [Fig. 213], Pterocles, einige Columbae).

2. Dieser Sehnenzug kann in zweifacher Weise zu höherer Differenzierung gelangen: **A.** Einerseits (entweder) verdickt sich sein distaler (dem Rande des Propatagium zugekehrter) Teil (α) in größerer oder geringerer Ausdehnung gegenüber dem dünn bleibenden proximalen (Colymbidae [Fig. 214], Sula, einzelne Columbae, Eclectus); **B.** andererseits (oder) geht sein insertives Ende eine weitere Sonderung ein, indem der proximale Teil ($\beta + \gamma$) noch indifferent an Extensor und Fascie endet, der distale (α) dagegen sich auf den Extensor (*e. m*) lokalisiert, dabei zugleich mehr und mehr gegenüber dem proximalen **a)** divergiert (bei einigen Anseres, Chunga [Fig. 215], mehreren Galli [besonders Tetrao und Crax], einigen Columbae) und in weiterer Differenzierung sich schließlich **b)** in Gestalt eines separaten Zipfels (α) von der proximalen Masse ($\beta + \gamma$) ablöst (Chauna, Anas, Querquedula, Catharista, Pandion [Fig. 216], Plotus, Otis, Eurypyga, Aramus, Opisthocomus, Goura). Beide Differenzierungsprozesse können sich kombinieren (2. A, B.: die genannten Accipitres, Eurypyga, Opisthocomus, Goura), oder es kann bald nur der erste (2. A: Colymbidae, mehrere Columbae) oder der zweite (2. B: Chauna, die genannten Anseres, Plotus, Otis, Aramus) in höherer Ent-

---

den Ausführungen von Alix repräsentiert der sog. M. extensor metacarpi radialis der Vögel in Wirklichkeit ein Homologon des M. brachio-radialis s. supinator longus. Praktische und auch theoretische, hier nicht weiter auszuführende Gründe veranlassen mich jedoch, die Einführung dieser Bezeichnung in die Vogelanatomie nicht zu forcieren.

Digitized by Google

wickelung stattfinden. — Der höchste Grad dieser Stufe ist also gekennzeichnet durch einen breiten, aber distal stärkeren, proximal schwächeren Propatagialis brevis, der mit 2 Zipfeln endet, einem schmäleren, aber ziemlich kräftigen distalen an Extensor und einem breiteren, etwas schwächeren (distal ein wenig stärker als proximal ausgebildeten) proximalen an Extensor und Fascie.

3. Von da, und zwar nicht immer von dem höchsten Grade von 2, geht der Differenzierungsprozeß in verschiedenartiger Weise weiter: **A.** Zu der distalen Verdickung des Sehnenzuges kommt auch eine solche im proximalen (dem Humerus genäherten) Saume (γ), welche in beginnender Differenzierung **a)** mit der übrigen Masse des Propat. brevis durch dünneres Sehnengewebe noch in Zusammenhang bleibt (Pelecanus, meiste Psittaci [Fig. 217]) oder **b)** sich in der ganzen Länge des Propat. brevis in Gestalt einer separaten Sehne (γ) ablöst (Phoenicopterus, Carbo, Fregata, Fulmarus, Laro-Limicolae [Fig. 218, 219], Halcyoninae, Todi [Fig. 221], Eurystomus). Dieselbe (γ), mag sie noch unvollkommen (a) oder vollkommen (b) separiert sein, verbindet sich entweder mit dem Extensor und der Fascie (Laro-Limicolae, Cacatua, Momotus) oder lokalisiert sich in höherer Specialisierung auf den Extensor (Phoenicopterus, Carbo, Pelecanus, Fregata, meiste Psittaci, Halcyoninae, Todus, Eurystomus). Hierbei zeigt der distale Teil des Propatagialis brevis ($\alpha + \beta$) entweder eine unvollkommene Sonderung (meiste Psittaci) oder eine vollkommene, früher oder später stattfindende Scheidung in die getrennten Zipfel α und β (Phoenicopterus, Carbo, Pelecanus, Fregata, Fulmarus, meiste Alcidae, Laridae und Charadriidae, Cacatua, Lorius ruber [Nitzsch], Pelargopsis, Dacelo, Eurystomus), oder er verläuft auch ungespalten, oder verschmälert in Gestalt einer schlankeren Sehne ($\alpha + \beta$) [Momotus, Todus]; α resp. $\alpha + \beta$ verbindet sich lediglich mit Extensor, β geht entweder allein zur Fascie (Phoenicopterus, Alca, Chroicocephalus, meiste Charadriidae) oder zur Fascie und dem Extensor (betreffende Steganopodes, Fulmarus, meiste Laridae, Himantopus, Parra [Fig. 218], Psittaci, Halcyoninae, Coraciidae [Fürbringer, Garrod]). — **B.** Der gesamte Sehnenzug verschmälert sich, indem der ganze dünn gebliebene proximale Bereich desselben sich entweder (meist) successive rückbildet oder (seltener, z. B. bei Fregata) unter Verschmälerung sich ebenso wie der distale verdickt und sich mit ihm zu einer in der Regel mehr oder minder vollkommen einheitlichen Sehne verbindet. So kommt nach und nach eine mittelbreite und mittelstarke (Colymbidae, Pelargi

Digitized by Google

[Fig. 222], einige Tubinares, Psophia [Fig. 223], Fulicariae) bis schlanke, aber nicht unkräftige Sehne (übrige noch nicht erwähnte Vögel [Fig. 224—229]) zur Ausbildung, die sich in ihrem distalen [insertiven] Bereiche verschieden verhält: entweder **a)** (bei dem Unterbleiben einer besonderen Ausbildung des distalen Zipfels, α, cf. 2. A) inseriert die Sehne mehr oder minder einheitlich an Fascie und Extensor (Colymbidae, Oestrelata Lessoni [Forbes], Psophia [Fig. 223], Rallus, Crex, Cuculus, Galbula, Alcedo [Fig. 224]) oder lediglich an der Fascie (Oceanitidae [Forbes]), oder kann sich schließlich unter Aufgabe der Fascien-Insertion auf den Extensor lokalisieren (Majaqueus, Pico-Passeres [Fig. 225, 226], Macrochires [Fig. 228, 229], Colius [Fig. 227]); oder **b)** (in weiterer Differenzierung des bei 2. B notierten Verhaltens) es persistieren die beiden Zipfel α und β oder bilden sich noch weiter aus, wobei α in der Regel lediglich am Extensor endet, während β bald mit der Fascie und dem Extensor (mehrere Accipitres, viele Tubinares, Porphyrio, Synthliborhamphus [Forbes, cf. Beddard, 1896], Opisthocomus, Corythaix, Scythrops, Zanclostomus, Phoenicophaes, Urogalba [Ga.], Merops, Buceros, Trogonidae, Leptosoma [Forbes], Caprimulgi [Fig. 230], Striges), bald lediglich mit der Fascie (Pelecanoides, Fulica, Gallinula, Ocydromus, Porphyrio, Hemipodius, Musophagidae), bald mit dieser und einem besonderen Fortsatze des Radius sich verbindet (Upupa, Fig. 231)[1]). Zu betonen ist hierbei, daß die sub a und b notierten Differenzierungen (Unterbleiben und Ausbildung der Spaltung von α und β) keine schwerwiegenden Differenzierungen ergeben, wie vor allem das Verhalten der Fulicariae und Galbulidae zeigt.

Durch die geringere oder größere Entfaltung des Muskelbauches des Deltoides propatagialis brevis, durch die verschiedenartige Differenzierung des M. extensor metacarpi radialis (sei es als eine einheitliche oder als eine mit oberflächlicher und tiefer Ursprungssehne beginnende oder sei es als eine größtenteils in 2 Muskeln gesonderte Bildung), durch die Entwickelung e i n e s [bei Fregata (Forbes), vielen Tubinares, Fratercula (Forbes), Larus (Forbes), den von mir untersuchten Laridae (Fig. 219[2]),

1) Auch Insertion an der Ulna wird beschrieben, und zwar von Beddard und Mitchell bei dem von ihnen untersuchten Exemplare von Chauna; ich fand sie nicht.

2) Vergl. die specielleren Beschreibungen von Forbes (1882), mir (1888) und Beddard (1896), welcher letztere auch eine Anzahl nachgelassene Zeichnungen von Forbes abbildet (s. auch p. 516, 517,

Digitized by Google

Merops (Forbes)] oder zweier (eines proximalen und distalen bei Fregata und zahlreichen Tubinares [Fig. 220]) Knochenkerne (Sesambeine)[1]) in seiner oberflächlichen Sehne, die namentlich, aber nicht ausschließlich, die Verbindungsstelle mit dem Propatagialis brevis und oft auch die Vorderarm-Ankerung des Propatagialis longus bevorzugen, — durch alle diese und noch andere Differenzierungen kommt es zu zahlreichen weiteren Variierungen, hinsichtlich deren jedoch auf die specielle Beschreibung (Untersuchungen etc., 1888, p. 590—613) verwiesen werden muß.

Aus dem Gewirre aller dieser auch innerhalb der Familien [insbesondere bei den Accipitres[2]), Steganopodes und Tubinares] oft sehr weitgehenden Variierungen, die bei flüchtiger Betrachtung jedem Gruppierungsversuche zu spotten scheinen, lassen sich bei genauerer Durchmusterung doch eine Anzahl von Entwickelungsreihen herausheben, die nicht ohne systematische Bedeutung sind[3]).

Mitunter zeigt der Propatagialis brevis auch im proximalen Bereiche die Tendenz zu einer Sonderung (Cygnus atratus) oder einen wirklichen Spalt (Fregata, Otus, Syrnium), der sich aber im weiteren Verlaufe wieder schließt.

Auch zum Biceps propatagialis zeigt er wechselnde Beziehungen, indem er bald einige von demselben kommende Sehnenfasern aufnimmt (unter anderem bei Alca [Fürbringer] und Bucorvus abyssinicus [Beddard]) oder eine Aberration an denselben abgiebt (z. B. bei Rallus).

Die Innervation des M. deltoides propatagialis geschieht durch den gleichnamigen Nerv (cf. p. 337), der gewöhnlich als ein vorderer Ast des N. axillaris vor oder durch den M. deltoides major hindurch zur Innenfläche seines Muskels gelangt, wo er meist im Bereiche der proximalen Hälfte eintritt. — Propatagialis brevis wird sehr häufig und zugleich in recht

---

Anm. 1). Auch Hector (1894) beschreibt das Verhalten der Sehne (Extensor muscular tendon) und des großen Knochenkernes (Patelloid bone) von Diomedea mit guten Bemerkungen über die bezügliche Funktion.

1) S. vorstehende Anmerkung.

2) Vergl. auch Beddard (1889, Polyboroides, Serpentarius).

3) Auch bei den Psittaci haben Beddard und Parsons (1893) und bei den Alcedinidae Beddard (1896) die betreffenden Verhältnisse einer genaueren Untersuchung mit systematischen Folgerungen unterzogen.

Digitized by Google

wechselnder Weise von Rr. cutanei n. radialis durchbohrt (bezüglich des Näheren vergleiche die specielle Beschreibung und die Abbildungen in den Untersuchungen, p. 590—613, Taf. XIX—XXIV).

Der M. deltoides propatagialis der Carinaten repräsentiert, wie bereits oben betont wurde, eine oberflächliche und ventrale Partie des M. deltoides major, welche, ihre Insertion am Humerus aufgebend, unter Ausbildung von neuen Muskelelementen eine neue Verbindung mit dem Bindegewebe des Propatagium eingegangen ist und damit zugleich sich als selbständiger Muskel von dem M. deltoides major gesondert hat. Ontogenetisch geschieht diese Sonderung schon in sehr frühen Stadien. Die bei einigen Vögeln zu beobachtenden Insertionen an der Crista lateralis humeri (p. 512) weisen noch auf die alten Beziehungen zu dem Humerus hin.

Ein dem Deltoides propatagialis homologer Muskel scheint auf den ersten Blick den Reptilien zu fehlen [1]). Oberflächliche Aberrationen des M. deltoides major finden sich auch bei diesen, insbesondere bei den Krokodiliern, sind aber untergeordnet, unselbständig und — bei dem Mangel eines Propatagium — nicht mit dem M. delt. propatagialis zu vergleichen. Von höherer vergleichender Bedeutung erweist sich aber der M. humero-radialis von Sphenodon, dessen proximaler Teil auch von einem Zweige des N. deltoides (axillaris) innerviert wird und der distal eine Insertion zeigt, welche sehr an die des Propatagialis brevis erinnert (cf. Schultermuskeln, IV, 1900, p. 495 f.). Darüber wird weiter unten noch zu reden sein.

Propatagialis longus und brevis sind keine gewöhnlichen Endsehnen des M. delt. propatagialis, sondern höhere Differenzierungen aus dem propatagialen Bindegewebe, die allerdings ihre Entstehung wohl hauptsächlich dem Zuge dieses Muskels, danach aber auch den übrigen mit dem Propatagium sich verbindenden Muskeln (Cucullaris, Pectoralis und Biceps propatagialis) verdanken. Beide waren wohl im Beginne ihrer Ausbildung noch unvollkommen getrennt.

Bei der Ausbildung des Propatagialis brevis (Tendo propat. brevis) spielt jedenfalls der von einem Zweige des N.

1) Ich habe denn auch 1888 auf eine Ableitung von reptilienartigen Gebilden verzichtet und Beddard bezeichnet ihn 1898 als „essentially ornithic".

Digitized by Google

axillaris innervierte M. deltoides propat. die Hauptrolle. Seiner höheren Ausbildung entspricht zugleich die sehr mannigfaltige und hohe Differenzierung der Sehne (Propatagialis brevis), die, in einfacher Weise beginnend, nach und nach vorwiegend unter dem Einflusse dieses Muskels zu immer höherer Komplikation und schließlich zur Auslese ihrer wesentlichsten Elemente herangezüchtet wurde (vergl. p. 518 f.). Bei allem Wechsel der Erscheinungen bilden aber die insertiven Verbände dieser Sehne, in erster Linie mit dem M. extensor metacarpi radialis, in zweiter mit der dorsalen Vorderarmfascie, so durchgreifende Faktoren, daß es schwer wird, sie als ganz neue und specifische Differenzierungen des Vogeltypus aufzufassen, und daß man veranlaßt wird, nach ihnen homologen Gebilden bei anderen Sauropsiden zu suchen.

Ein solches Gebilde glaube ich bei den Rhynchocephaliern in dem M. humero-radialis von Sphenodon[1]) gefunden zu haben (vergl. Schultermuskeln, IV, 1900, p. 495 f.) und habe bereits in der dortigen Besprechung die Vergleichungspunkte angeführt (a. a. O. p. 498). Der Humero-radialis von Sphenodon repräsentiert einen oberflächlich an der Lateralseite des Oberarmes gelegenen, diploneuren Muskel, der proximal und zum kleineren Teile von einem zarten Faden des N. axillaris, distal und zum größeren Teile von einem Zweige des N. brachio-radialis (superior) versorgt wird und dessen Insertionssehne sich in der Hauptsache ganz wie bei den Vögeln mit dem M. brachio-radialis s. supinator (dem Homologon des M. extensor metacarpi radialis der Vögel)[2]) und mit der dorsalen Vorderarmfascie verbindet, somit wesentliche Uebereinstimmungen der Lage, der Innervation des proximalen Muskelteiles und der Insertion, denen als Differenzen die verschieden starke Ausbildung dieses proximalen Muskelabschnittes (ganz schwach bei Sphenodon, gut und oft ganz kräftig

1) Der M. humero-radialis der Krokodilier kann auch individuell eine schwache sehnige Aberration an die dorsale Vorderarmfascie darbieten; sein konstant am Radius inserierender Hauptteil zeigt sich aber als eine Bildung, die einen erheblich von den Verhältnissen bei Sphenodon und den Vögeln abweichenden Entwickelungsgang bekundet (cf. Schultermuskeln, IV, 1900, p. 517).

2) Wie schon in den Schultermuskeln, IV, 1900, p. 498, und in dieser Abhandlung, p. 517, Anm. 2 hervorgehoben, ist der eingebürgerte Name der Vogelanatomie M. extensor metacarpi radialis ein rein beschreibender ohne jede vergleichende Bedeutung. Der richtige Name für ihn würde M. brachio-radialis (supinator) sein.

Digitized by Google

bei den Vögeln entwickelt) und des distalen Muskelteiles (bei Sphenodon gut ausgebildet, bei den Vögeln zu der Sehne des Propatagialis brevis rückgebildet) gegenüberstehen. Bei so verschiedenen Tieren wie den Rhynchocephaliern und den Vögeln ist eine durchgreifende Uebereinstimmung von vornherein nicht zu erwarten; die Differenzen entsprechen der genealogischen Stellung beider Abteilungen zu einander. Jedenfalls aber bildet der M. humero-radialis von Sphenodon ein altes, teilweise verkümmertes und specifisch differenziertes Relikt, das trotzdem und obschon es in den graduellen Verhältnissen seines proximalen und distalen Muskelteiles von dem M. deltoides propatagialis brevis der Vögel recht auffallend abweicht, uns doch die alten Bahnen weist, von denen aus der Muskel der Vögel zu seiner besonderen Ausbildung — hohe Entfaltung des proximalen Muskelabschnittes, Rückbildung des distalen unter Ausbildung einer längeren, aber die alten Insertionen noch wahrenden Sehne — gelangte [1]).

Bei dem Propatagialis longus (Tendo propat. longa) ist selbst in den höchsten Formen die Anordnung einfacher und gleichmäßiger; doch existiert hier ein größerer Wechsel hinsichtlich der Entwickelung des elastischen Gewebes, das an mehrfachen Stellen das Sehnengewebe ersetzt. Für die Ausbildung dieses Zuges kommt der M. deltoides propat. minder in Betracht; jedenfalls hat der M. pectoralis propat. im ganzen einen nicht geringeren Anteil daran. In der Hauptsache aber sind es andere Momente als diese Muskeln, welchen der Propat. longus vornehmlich seine Ausbildung verdankt (unter anderem die spannende Wirkung der Flügelstrecker, der direkte Widerstand der Luft, die marginale und proximale Lage der bezüglichen Stelle etc.).

Ob die Ratiten einen ausgebildeten M. deltoides propatagialis, sowie die Sehnen Propatagialis longus und brevis besaßen, ist nicht direkt zu erweisen, doch auf Grund des Befundes bei

1) Auch sei an den von Beddard bei Rhinochetus gefundenen, leider aber ganz unvollkommen bekannten „Accessory biceps“ erinnert. Bereits oben (p. 466, Anm. 1 und p. 505, Anm. 1) habe ich betont, daß dieser Muskel nach Lage zu dem N. radialis und M. deltoides major nicht zu dem Biceps gehören kann, sondern wohl eher dem System des Deltoides oder des Supinator (Brachioradialis) zuzurechnen ist. Doch kann man hinsichtlich eines Muskels, dessen Innervation und Insertion unbekannt ist, nur vermutungsweise sich äußern; alles weitere ist von seiner glücklichen Wiederauffindung mit genauerer Kenntnisnahme abzuwarten.

Digitized by Google

Struthio, wo Muskeln und Sehne, und von Apteryx, wo die Sehne noch im Rudimente zur Beobachtung kommen kann, sehr wahrscheinlich. Daraus ist aber wieder mit Wahrscheinlichkeit auf eine gewisse Flugfähigkeit bei den Vorfahren der Ratiten zu schließen.

b) Deltoides major (*d. mj*).

M. decimus: V. Coiter, Steno.
M. quintus alam movens: Aldrovandi.
Le grand releveur de l'humérus: Vicq d'Azyr.
Achselheber: Merrem.
Aeußerer Oberarmstrecker, Extensor brachii externus: Wiedemann.
Deltoideus, Deltoïde, Deltoid, Oberarmheber: Cuvier, Wiedemann, Meckel, L'Herminier, Mayer, Sundevall, Wagner, Retzius, Stannius, Sundevall, Pfeiffer, Jäger, Weitzel, Macalister, Coues, Owen (Comp. Anat.), Haughton, Rolleston, Forbes, Fürbringer (1879), Beddard (vor 1898), Shufeldt.
Größerer deltaförmiger Muskel, Deltoides major: Tiedemann, Heusinger, Carus, Prechtl (zugleich Heber des Oberarmes), Gurlt, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Klemm, Rüdinger, Fürbringer (1885, 1888), Gadow, Beddard and Mitchell, Mitchell, Beddard (1898), Buri.
Oberer Oberarmheber oder Deltamuskel, Deltoideus superior: Schöpss, d'Alton.
Ob Teres minor?: Reid, Jullien.
Vielleicht Deltoides (e. p.) und Infraspinatus: Mayer.
Deltoideus I s. magnus: Nitzsch-Giebel (Larus), Ulrich.
Deltoideus externus s. scapularis, External deltoid: Haughton, Weldon.
Teil des Deltoïde postérieur: Milne-Edwards.
Teil des Deltoideus major: Selenka, de Man.
Posterior portion of the Deltoid, Deltoïde postérieur: Perrin, Filhol.
Deltoïde postérieur + Sous-epineux (peut-être mieux Sous-épineux et Petit rond): Alix, Gervais et Alix.
Wahrscheinlich Superficial portion of the Tensor patagii longus: Watson.

Ein recht verschieden großer Muskel, der aber bei zahlreichen Carinaten eine sehr beträchtliche Größe erreichen kann und dann nächst den Mm. pectoralis thoracicus und supracoracoideus zu den ansehnlichsten Flugmuskeln gehört.

Er nimmt die Schultergegend ein, beginnt von der proximalen Vorragung des Brustgürtels, und zwar vornehmlich vom Acromion und dem dorsalen Teile der Clavicula, und verläuft mit in der

Digitized by Google

Hauptsache descendenten Fasern zu dem Humerus, an dessen dorsaler und lateraler Cirkumferenz er in wechselnder Länge inseriert.

Bei den Carinaten liegt er in der Regel nur zum Teil direkt unter der Haut. Meist wird ein kleinerer oder größerer Abschnitt von ihm durch den M. deltoides propatagialis bedeckt; und zwar ist dies bald (bei den meisten Vögeln) nur sein ventraler Saum, bald ein mäßiger bis größerer ventraler Teil (z. B. bei Cygnus ferus, Plotus, Pelecanus), bald sein mittlerer Abschnitt (Buceros), bald seine Hauptausdehnung (Cacatua); bei der Mehrzahl der Psittaci wird er vollkommen, bei Podicipes, Spheniscus, Hemipodius, Crypturus, den meisten Galli und Macrochires kaum oder gar nicht vom M. delt. propat. gedeckt. Mitunter (insbesondere bei vielen Galli) ist er auch am Anfange mit diesem Muskel verwachsen. Außerdem kann auch nicht selten sein vorderes Ende durch den Endteil des M. cucullaris resp. dessen M. cucullaris omo-cutaneus (vornehmlich bei den Anseres, Limicolae, gewissen Fulicariae etc. etc., cf. p. 370), durch den M. deltoides minor (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, Catharista, den Ciconiidae, Eurypyga) und durch den clavicularen Kopf des M. anconaeus scapularis (Impennes) gedeckt werden. — Andererseits liegt der M. deltoides major lateral auf dem Anfange des M. anconaeus scapularis und dem Insertionsteile der Mm. latissimi anterior und posterior, sowie deckt meist (abgesehen von den eben erwähnten Ausnahmen) den Ursprung des M. deltoides minor und nicht selten auch die Insertion des M. supracoracoideus. — Mit dem M. anconaeus scapularis steht er nicht selten in festerem Zusammenhange, der indessen nicht direkt geschieht, sondern durch die erste (dorsale) scapulare Ankerung (bei vielen Vögeln, s. unten), mitunter auch durch die humerale Ankerung desselben (z. B. bei Catharista, den Steganopodes, Galli etc.) vermittelt wird. Ebenso verbindet er sich oft (besonders deutlich bei den Colymbidae, Accipitres, Steganopodes, Galli, Striges) mit der Endsehne des M. latissimus dorsi posterior und kann in hochentwickelten Fällen dieselbe fast gänzlich mit seinem Muskelfleische umgeben (cf. p. 491). Dem M. latissimus dorsi anterior liegt er meist an, ohne aber mit ihm eigentlich zusammenzuhängen (cf. p. 491). — Der ventro-proximale Rand des Muskels wird oft nicht direkt von anderen Muskelgebilden begrenzt; sehr häufig schließt er sich aber in den Fällen, wo der Muskel in seiner Insertion über den Hauptteil der Crista lateralis humeri sich erstreckt (s. unten), mehr

Digitized by Google

oder minder innig an den M. delt. minor an; in einzelnen Fällen (z. B. bei Chauna, Impennes, Macrochires etc.) zeigt an dieser Stelle der Endteil des M. supracoracoideus ähnliche direkte Beziehungen.

Bei den Ratiten liegt der Muskel zum größten Teile direkt unter der Haut; nur seine ersten Anfänge können von den letzten Ausläufern des M. cucullaris bedeckt werden; fernerhin zeigt er auch ausgedehntere Beziehungen zu dem M. supracoracoideus, indem er (insbesondere bei Struthio und Rhea) dessen ganzen dorsalen Saum deckt und auch bei den anderen Gattungen ziemlich fest mit ihm zusammenhängen kann.

Der Ursprung des Muskels beginnt bei den Carinaten stets von dem Acromion, also dorso-distal von dem namentlich vom dorsalen Bereiche der Clavicula ausgehenden M. delt. propatagialis; von da aus erstreckt er sich sehr häufig auch nach vorn auf das dorsale Ende der Clavicula und das Lig. acromio-claviculare, nach hinten auf den Anfang des Dorsalsaumes der Scapula und nach unten auf das Collum scapulae und die Schulterkapsel mit ihren sesamoiden Einlagerungen. Ein lediglich scapularer Ursprung wird bei Catharista, Plotus, Sula, Geranus, mehreren Fulicariae, Hemipodius, den Psittaci, Dendrochelidon, Phaethornis beobachtet. Bei Psophia, den Phasianidae, Meleagris, den Columbae und bei Cypselus greift er auf das benachbarte Lig. acromio-claviculare über, und bei sehr vielen Vögeln beteiligt sich auch die Clavicula am Ursprunge, sei es lediglich mit ihrem hintersten Ende (z. B. bei den Ardeidae, Alcidae, mehreren Fulicariae, den Tetraonidae, Megapodiidae und Cracidae, Opisthocomus, Pterocles), sei es mit einer kleineren oder größeren supracoracoidalen oder acrocoracoidalen Strecke (z. B. bei den Tubinares, Impennes, Crypturus, Merops und namentlich bei den Anseres, Colymbo-Podicipedes und Alcedinidae). Bei den übrigen Vögeln, möge hier der Muskel allein von der Scapula oder von der Scapula und Clavicula kommen, beginnt der Ursprung auch von dem dorsalen resp. dorso-lateralen Bereiche der Kapsel des Schultergelenkes entweder nur von einer verdickten oder mit ganz spärlichen Knorpelzellen versehenen Stelle (z. B. bei Ciconia, Platalea, Carbo, Pelecanus, Larus, Rhynchaea, Eurypyga, Galbula, Dendrochelidon, Harpactes, Upupa, Buceros, den Todi, Coraciae und Caprimulgus (Giebel) oder von einer wirklichen Fibrocartilago (resp. Cartilago) sesamoidea humero-capsularis (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, Threskiornis, mehreren Falconidae, Sterna, Anous, den meisten

Digitized by Google

Charadriidae, Otis [?], Fulica [Ulrich], den meisten Cuculidae, den Capitonidae, Eurylaemus, Pitta atricapilla, einigen Macrochires, Colius [Fürbringer, Buri], Upupa, Buceros, Coracias [Giebel] und den Caprimulgi), die in einzelnen Fällen (z. B. bei Haliaëtos, Fregata, Chunga, Cuculus, Cypselus) einen ventralen Knochenkern enthält, oder von einem deutlichen Os sesamoideum humero-capsulare (z. B. bei Haliaëtos, Corythaix, Indicator, Rhamphastus, den Picidae, Atrichia, den meisten Passeres, Phaethornis, den Striges), das namentlich bei Corythaix, den Picidae und der Mehrzahl der Passeres (insbesondere den Oscines) eine relativ bedeutende Größe bei komprimiert-pyramidaler Gestalt erreicht und sich dann am abgemagerten Tiere durch eine kleine Vorwölbung des M. delt. maj. an der betreffenden Stelle auch äußerlich kundgiebt (* Fig. 226). Sehr häufig zeigt der von der Kapsel, dem Sesambeine und dem benachbarten Bereiche des Collum scapulae entspringende Teil des Muskels eine mehr oder minder deutliche Selbständigkeit gegenüber dem vom Acromion und von der Clavicula kommenden. — Aus der Zusammenstellung erhellt die ungemeine Variierung des Ursprunges. Trotz des auf den ersten Blick regellos erscheinenden Verhaltens fällt es jedoch bei genauer Vergleichung nicht schwer, sowohl in der Ausbreitung an der Ursprung gewährenden Skeletfläche, als auch in dem Verhalten der Kapsel mit ihren sesamoiden Gebilden mehrere Reihen von systematischer Bedeutung zu gewinnen. Daß die Ursprungsstelle selbst innerhalb enger Gruppen in so mannigfachem Wechsel über verschiedenartige Skelet- und Weichteile sich ausbreitet, zeigt übrigens hier besonders deutlich, wie der Ursprung eines wachsenden Muskels sich an keine Skeletgrenzen bindet, sondern dahin übergreift (wandert), wo eben Platz ist.

Bei den Ratiten entspringt der Muskel entweder (Casuarius, Dromaeus, Apteryx) ausschließlich oder vorwiegend von der Scapula oder (Struthio und Rhea) er erstreckt sich außer über den scapularen Anfang auch in einiger Ausdehnung über den benachbarten Bereich des Coracoids (Spina coracoidea), Procoracoids und der Fascia supracoracoidea; dem Hauptteile seines Ursprunges entspricht die bei den letztgenannten Ratiten gut entwickelte Protuberantia coraco-scapularis s. deltoides, die namentlich bei Rhea viel ansehnlicher ist als der zwar nicht unansehnliche, doch im ganzen nur mittelgroße Muskel und die auf eine früher bedeutsamere Entwickelung desselben schließen läßt. — Die Ausbreitung des Ursprunges auf den coracoidalen Bereich des Brustgürtels

Digitized by Google

dürfte sich mit der Annahme eines einstmaligen clavicularen Ursprunges, der sich, ähnlich wie bei Chamaeleontiden und Krokodiliern, mit Rückbildung der Clavicula auf das Coracoid (Procoracoid) retrahierte, erklären lassen; doch ist auch — mit geringer Wahrscheinlichkeit — an einen in primitiver Weise auf das Coracoid erstreckten Ursprung, wie derselbe dem M. deltoides minor zukommt, zu denken, mithin an einen M. deltoides (communis) bei Struthio und Rhea, der zugleich Elemente eines in sehr früher Zeit mit dem M. delt. major verschmolzenen M. delt. minor in sich enthält.

Zu dem Ursprunge gesellt sich bei der Mehrzahl der Carinaten noch eine scapulare Ankerung (Fig. 218, 225), die in wechselnder Weise von dem Dorsalsaume der Außenfläche der Scapula beginnt, oft mit dem Anfange des Ursprunges des M. scapulo-humeralis posterior zusammenfällt und sich in ventraler oder ventro-proximaler Richtung an den Anfang des Muskels begiebt, um sich dessen sehniger Unterfläche einzuweben. Meist stellt sie ein schmales, aber nicht unkräftiges Sehnenband dar, mitunter (unter anderem bei Chauna, Megacephalon, Indicator, Buceros) ist sie sehr dünn, aber ziemlich breit und leitet damit zu jenen Fällen über, wo sie nicht mehr als deutliches Gebilde aus dem umliegenden lockeren Bindegewebe sich heraushebt (z. B. bei vielen Tubinares, Impennes, mehreren Psittaci, Cypselidae und vielen anderen einzelnen Vögeln); letztere fallen meist mit einer schwachen Ausbildung des Muskels zusammen. Bei der Mehrzahl der Vögel beginnt sie im Bereiche des 2. Fünftels der Scapula; ein recht proximaler Beginn (vom Anfange des 2. Fünftels) kennzeichnet unter anderen Fulicaria, Crypturus, die Galli, ein recht distaler (vom Anfange des 3. Fünftels) Catharista, einige Steganopodes, Geranus, Psophia, Aramus etc. Bald ist diese Ankerung dem M. delt. maj. eigentümlich, bald gehört sie zugleich ihm und dem M. anconaeus scapularis (dessen dorsale scapulare Ankerung bildend) an [(*a.sc* + *d*) *b*], indem sie einheitlich von der Scapula beginnt, weiterhin sich aber in einen oberflächlichen, meist stärkeren Zipfel für den M. deltoides und einen tieferen für den M. anconaeus spaltet (Fig. 199—200); vereinzelt (Chionis) kann sie auch mit 3 Zipfeln (2 an M. deltoides und 1 an M. anconaeus) endigen. Die Verteilung dieser beiden Modifikationen in der Reihe der Vögel (Näheres s. in der speciellen Beschreibung) ist von einiger systematischen Bedeutung, die aber — namentlich wegen mancher individuellen Variierungen — nicht überschätzt werden darf. —

Digitized by Google

Ueber den Zusammenhang mit der humeralen Ankerung des M. anconaeus scapularis s. oben (p. 526).

In der Regel entspringt der Muskel fleischig-sehnig, wobei meist der muskulöse Ursprung überwiegt; nicht selten jedoch beginnen gewisse Teile desselben rein sehnig (z. B. bei Rhea, Chauna, einigen Steganopodes, Crypturus, einigen Galli etc.). Gleich darauf entfaltet sich der meist kräftige und kompakte Muskelbauch, der — sehr im Gegensatze zu den meisten anderen Muskeln — gewöhnlich successive zu einer breiteren und dünneren Lage divergiert und meist breit am Humerus inseriert; bei schmaler Endigung verlaufen die Fasern mehr parallel. Nur wenn der Muskel sehr kräftig entwickelt ist, inseriert er rein oder vorwiegend fleischig (z. B. bei Pandion, Otis, Chunga, mehreren Passeres etc.); in der Regel setzt sich sein schwächeres distales Ende im Gegensatze zu der fleischig inserierenden Hauptmasse mit einer dünneren Aponeurose an den Humerus; bei mehreren Vögeln (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, Ciconia, den Accipitres, insbesondere bei Catharista) kann dieselbe, eine beginnende Reduktion des Muskels andeutend, eine gewisse Ausdehnung annehmen.

Die Insertion des Muskels findet an der dorsalen resp. dorso-lateralen Cirkumferenz des Humerus statt; im proximalen Bereiche ist sie meist ziemlich breit und erstreckt sich häufig über den dorsalen Bereich der Crista lateralis, im distalen beschränkt sie sich auf eine schmälere dorso-laterale Längslinie. Hinsichtlich ihrer Längsausdehnung zeigt sie innerhalb der Extreme einer auf das 2. Siebentel des Humerus beschränkten und einer bis fast zum Ende desselben (Processus supracondyloideus) erstreckten Anheftung einen außerordentlichen Wechsel: bei Pelecanus, Fregata, Fulmarus, Spheniscus (Fig. 251), den Alcidae und meisten Laridae (Fig. 219), Melopsittacus u. A. liegt das distale Ende der Insertion noch innerhalb des proximalen $^1/_3$ des Humerus — bei Chauna, der Mehrzahl der Anseres (Fig. 198), den Colymbo-Podicipedes, Ciconia (Fig. 222), Nycticorax, mehreren Accipitres, Plotus, Carbo, Sula, den meisten Tubinares, Anous, fast allen Charadriidae, Apteryx, Meleagris, den Tetraonidae, fast allen Psittaci (Fig. 217), Phaethornis (Fig. 228), den Caprimulgidae etc. zwischen dem Anfang des 2. Drittels und der Mitte des Humerus, — bei den meisten Struthiones, Rheae, Casuarii, Phoenicopterus, Fuligula, Platalea, Threskiornis, Ardea, Botaurus, den meisten Accipitres (Fig. 216), Rhynchaea, Eurypyga, Rhinochetus (Beddard), den meisten Gruidae, mehreren Fulicariae, Hemipodius, Crypturus, der

Digitized by Google

Mehrzahl der Galli (Fig. 213), den meisten Cuculidae, Galbulae, Halcyoniformes, Todi (Fig. 221) und Coraciiformes (Fig. 230) zwischen der Mitte und dem Ende des 2. Drittels, — bei Chunga (Fig. 215), mehreren Fulicariae (speciell Rallinae), den Columbiformes, Corythaix, Harpactes, den meisten Pici (Fig. 226), einigen Passeres, Dendrochelidon etc. zwischen dem Anfange des distalen $^1/_3$ und dem Anfange des distalen $^1/_7$, — bei Nothura (Alix), Opisthocomus, Rhamphastus, Atrichia, den meisten Passeres (Fig. 226), Cypselus (Fig. 229), Collocalia, Colius (Fig. 227) reicht sie noch weiter bis in die Nähe des distalen Endes des Humerus. In den letzteren Fällen geschieht die Endigung in der Regel an einem mehr oder minder deutlich ausgeprägten Proc. supracondyloideus. Eine noch weiter distal gehende Ausdehnung zeigte das untersuchte Exemplar von Cypselus (Fig. 229), wo sogar eine ausgebreitete Insertion (Aberration) oberflächlicher Fasern an die Vorderarmfascie statthatte (*d.mj*×). Alle diese Vorkommnisse hochgradiger Ausbreitung der Insertion in das distale Gebiet des Oberarmes beruhen auf einer sekundären Vergrößerung des Muskels, der bis zu einer gewissen Ausdehnung distal noch vom N. radialis begrenzt wird, schließlich aber (bei Chunga [Fig. 215], Opisthocomus, den Columbae, Capitonidae [Fig. 225], Rhamphastus, Atrichia, den Passeres [Fig. 226], Cypselidae [Fig. 229], Colius [Fig. 227]) diesen mit seinem zuletzt gebildeten Endstücke umgreift, so daß nun der Nerv den Muskel im distalen Bereiche durchbohrt, ein schmäleres (meiste hierher gehörige Vögel) oder breiteres (Opisthocomus, Columbae, Cypselus, Colius) Fascikel von der proximalen Hauptmasse abspaltend (vergl. auch p. 339). Daß auch hier die Ausbreitung der Insertion keine Skeletgrenzen achtet, zeigt das bei Cypselus beobachtete Uebergreifen auf die Vorderarmfascie. Andererseits wird man bei auffallend kurzer Insertion an eine sekundäre Retraktion des ursprünglich wohl immer ganz ansehnlichen Muskels zu denken haben. Bei allen diesen Erwägungen ist aber zugleich die wechselnde Länge des Humerus nicht zu vergessen. Auch der Beginn der Insertion wechselt in seiner Lage, namentlich mit Rücksicht auf die Crista lateralis humeri. Bei vielen Vögeln (z. B. Chauna, Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, Accipitres, Steganopodes, Otis, Chunga, zahlreichen Coracornithes) inseriert der proximale Teil des Muskels in größerer Ausdehnung an der Dorsalfläche der Crista und schließt sich dann mehr oder minder direkt an die Insertion des M. deltoides minor an, bei den meisten Vögeln erstreckt er sich

Digitized by Google

nur über den distalen Teil derselben, bei anderen (unter anderen bei mehreren Fulicariae, Hemipodius, Crypturus, den Galli [exkl. die Cracidae], den Columbiformes und Psittaci) endlich heftet er sich erst jenseits der Crista an den Humerus und beginnt somit in größerer Entfernung von dem Endteile des M. delt. minor. — Alle diese Verhältnisse der Insertion gewähren bei umsichtiger Betrachtung mehrfache systematische Direktiven.

Durch die Längsausdehnung der Insertion wird auch die Länge und in der Hauptsache (jedoch mit Ausnahmen) auch die Breite des Muskels bestimmt. Dementsprechend findet sich ein recht schmaler Muskel namentlich bei den Impennes, Alcidae, Psittaci, den meisten Macrochires (Fürbringer, Buri) etc., ein recht breiter vornehmlich bei vielen Gruiformes, Opisthocomus, den Columbiformes und sehr vielen Coracornithes (exkl. meiste Macrochires). Die Dicke variiert nicht minder und bestimmt, im Verein mit den beiden vorher erwähnten Komponenten, die sehr wechselnde Größe des Muskels, der bei Spheniscus, den meisten Psittaci [1]) und den meisten Macrochires [2]) sehr unbedeutend, bei Chauna, den Colymbidae, Alcidae, Crypturus, mehreren Galli klein bis ziemlich klein, dagegen bei mehreren Falconidae, Otis, gewissen Gruiformes, den Columbae, den Pico-Passeres, Dendrochelidon [2]), Halcyoniformes, Todi und Coraciiformes sehr ansehnlich, bei Chunga, Opisthocomus und Colius am mächtigsten entfaltet ist. Bei Psittacula pullaria (Nitzsch) und Chaetura pelagica (Shufeldt, Lucas) [2]) wird ein vollkommener Defekt desselben angegeben; Zwischenstufen nahe verwandter Vögel erweisen die Reduktion als eine sekundäre. Die Mehrzahl der Carinaten besitzt einen mittelgroßen bis gut entfalteten Muskel. Unter den Ratiten ist derselbe bei den longihumeralen Formen (besonders bei Struthio) nicht unansehnlich, bei den brevihumeralen Casuarii und Apteryges dagegen unbedeutender.

---

1) Hier bei den verschiedenen Gattungen der Psittaci in wechselnder Weise bald vollkommen, bald unvollkommen von dem M. deltoides propatagialis überdeckt (Beddard und Parsons).

2) Ueber den M. deltoides major der Cypselidae machen außer mir (1888) Lucas (1896, 1899) und Buri (1900) genauere Angaben. Lucas insbesondere hebt (gleich mir: Dendrochelidon) die gute Ausbildung bei Macropteryx und die geringere bei Cypseloides, Micropus, Collocalia und Hemiprogne, sowie den gänzlichen Mangel bei Chaetura pelagica hervor; zugleich giebt er an, daß das Verhalten bei Chaetura bereits von Shufeldt (1890) ohne weitere Angabe abgebildet wurde.

Digitized by Google

Der M. deltoides major bildet bei den meisten Familien einen kompakten und einheitlichen Muskel, zeigt aber oft auch Sonderungen verschiedener Art. Eine Teilung in Schichten findet sich bei Puffinus angedeutet, eine partielle Spaltung durch einen in der Mitte oder näher dem dorso-distalen Rande des Muskels verlaufenden Längsschlitz bei Palamedea (Beddard und Mitchell)[1]), Phoenicopterus, Ciconia alba und Sula. Von größerer Bedeutung wird eine durch die Art des Ursprunges bestimmte Sonderung, indem der von der Kapsel nebst dem Sesambeine und dem benachbarten Bereiche des Collum scapulae entspringende kürzere Teil des Muskels sich einigermaßen gegen den von Clavicula, Acromion und Anfang des Collum scapulae beginnenden längeren absetzt; diese in den einfachsten Formen nur durch einen verschiedenartigen Faserverlauf sich verratende, in den höheren aber bis zu einer wirklichen Spaltung des Anfangsabschnittes oder selbst des ganzen Muskels führende Sonderung findet sich namentlich bei Larus (Ulrich), vielen Charadriidae, mehreren Fulicariae, Coccyges, Pici, Todi, gewissen Coraciiformes inkl. Striges und erreicht bei den Passeres (Fig. 226) ihre höchste Stufe in der Ausbildung einer kräftigeren Pars brevis (*d. mj. br*) und einer schlankeren P. longa (*d. mj. lg*); der N. radialis tritt hierbei am distalen Ende des Muskels zwischen den oberflächlichen clavicularen und tiefen scapularen Ursprungsteil des Muskels ein[2]).

Innerviert durch den N. deltoides major, der mit 2 oder mehr Aesten meist oberhalb der Mitte in die Innenfläche des Muskels eintritt. Außerdem wird der M. delt. major oft durch Rr. cutanei n. axillaris, bei langer Entfaltung auch durch Rr. cutanei n. radialis, sowie (wie bereits betont) durch den Stamm des N. radialis selbst durchbohrt. Mitunter gelangen auch die Nn. deltoides minor und propatagialis durch ihn hindurch zu ihren Muskeln.

---

1) Bei Chauna einheitlich (Fürbringer, Mitchell).

2) Zu den Spaltungen des M. deltoides major möchte ich auch ein von Beddard (1899) bei Apteryx haasti beschriebenes Vorkommnis rechnen, wo auf dem normalen M. deltoides major noch ein oberflächliches breites Muskelband sich befand, welches distal von dem genannten Muskel am Humerus inserierte. Beddard schließt mit Recht eine Vergleichung mit einem am Humerus aberrierenden Deltoides propatagialis aus, faßt jedoch das oberflächliche Muskelband als Deltoides major, den eigentlichen Deltoides major aber als Deltoides minor auf. Darin kann ich ihm nicht folgen.

Digitized by Google

Der M. deltoides major gehört zu dem Systeme der verschiedenen, bei den Reptilien beschriebenen Deltoides-Bildungen, entspricht aber keiner vollkommen. Die meiste Aehnlichkeit der Lage zeigt er noch mit dem M. deltoides scapularis inferior der Krokodilier (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 797 f., und IV, 1900, p. 512), der ihm auch nach Insertion und Innervation in der Hauptsache gleicht; der etwas abweichende Ursprung erklärt sich durch die bei den Krokodiliern erfolgte Reduktion der Clavicula. Die Ratiten zeigen eine ähnliche Rückbildung, und damit wird die Aehnlichkeit mit dem Deltoides der Krokodilier eine noch größere; doch begründet diese erst durch die beiderseitige Reduktion bedingte Konvergenz keineswegs speciellere Verwandtschaften zwischen beiden Abteilungen. Unter den Deltoides-Bildungen der Lacertilier enthält der Deltoides clavicularis s. inferior (Cleido-humeralis) derselben (Schultermuskeln, III, 1875, p. 732 f., und IV, 1900, p. 430 f.) Elemente, welche eine ganz allgemeine Homologisierung gestatten; doch sind die Differenzen der Lage und des Ursprunges so erhebliche, daß an eine ausgiebigere Vergleichung beider nicht gedacht werden kann: der Deltoides der Lacertilier beginnt vorwiegend von dem ventralen, der der Vögel hauptsächlich von dem dorsalen Abschnitt des Schultergürtels. Eine direkte Ableitung des letzteren Muskels von dem ersteren ist vollkommen ausgeschlossen. Man wird daher anzunehmen haben, daß von Anfang an die Vorfahren der Vögel auch hinsichtlich der Bildung ihres M. deltoides major ihren eigenen Weg eingeschlagen haben, der zur Lokalisation des Ursprunges auf die mehr dorsale Region des Brustgürtels führte, wobei die hohe Ausbildung des Acrocoracoids zur wichtigen Grenzmarke gegen die ventrale Brustgürtelregion wurde. Weiterhin ist dann der Muskel eine höhere Entwickelung eingegangen, welche sich durch die gesteigerten Ansprüche an seine Leistungsfähigkeit als Hauptantagonist des mächtigen M. pectoralis hinreichend erklärt, und hat zugleich damit bei vielen Vögeln eine Ausdehnung in die Länge, sowie Beziehungen zur Kapsel des Schultergelenkes etc. gewonnen, wie sie von den bisher untersuchten Reptilien nicht erreicht werden. Die Ausbildung des humero-scapularen Sesambeines ist ebenfalls sein Werk. Ueber die eventuellen Beziehungen zu dem M. delt. min. bei den Ratiten s. bei diesem und p. 529.

Die Homologie mit dem M. deltoides der menschlichen Anatomie wurde fast von sämtlichen Autoren erkannt und ist nicht zu bezweifeln; natürlich ist die Uebereinstimmung des Deltoides

Digitized by Google

der Vögel und Säugetiere eine recht unvollkommene. Die außerdem behaupteten Beziehungen zu dem Teres minor will ich nicht ohne weiteres in Frage ziehen; doch sind dieselben, wenn vorhanden, jedenfalls ganz indirekte und bisher nicht bewiesen. Eine Homologie mit dem Infraspinatus wird vor allem durch die ganz abweichende Innervation ausgeschlossen.

c) Deltoides minor (*d. min*) [1]).

M. undecimus: V. Coiter.
M. octavus alam movens: Aldrovandi.
Petit releveur und — wahrscheinlich Sous-clavier interne: Vicq d'Azyr.
Vorderer anziehender Muskel: Merrem.
Teil des Deltoïde, des Oberarmhebers, des Deltoideus: Cuvier, Meckel, Mayer, Wagner, Stannius, wahrscheinlich Pfeiffer, Macalister, Rolleston, Rüdinger, Selenka, Perrin.
Levator humeri s. Supraspinatus?: Tiedemann.
Levator humeri?: Heusinger, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Ulrich.
— Sous-coraco-huméral (Accessoire du moyen pectoral): L'Herminier.
Aeußerer Oberarmheber s. Deltoideus externus: Schöpss (meiste Vögel).
Aeußerer Oberarmheber s. Deltoideus externus und — kleiner (tieferer) Teil des Deltoideus maximus (Pectoralis II autorum): Schöpss (Spheniscus, Gallus).
Deltoideus medius s. externus: d'Alton.
Supraspinatus: Mayer, Retzius, Jäger, vielleicht Coues.
Ob Pectoralis III?: Owen (Apteryx).
Deltoideus medius s. inferior —: Gurlt.
Supraspinatus und — Subclavius: Sundevall (Galli).
Deltoideus II: Nitzsch, Giebel.
Distinct fasciculus of the Deltoid and — Pectoralis III: Owen (Comp. Anat.).

---

1) Der M. deltoides minor ist in seiner höheren Ausbildung (P. dorsalis und P. ventralis) nur von einigen Autoren beschrieben worden; die meisten haben entweder beide Teile als gesonderte, nicht zu einander gehörende Muskelbildungen behandelt oder sie haben den einen Teil (meist den ventralen) nicht erwähnt und vermutlich ohne weiteres zu dem M. supracoracoideus gerechnet. Mit dieser ungleichmäßigen Behandlung muß die Wiedergabe der Litteratur rechnen. Wo es möglich war, habe ich beide Teile auseinandergehalten und zwar vor dem — die P. dorsalis, hinter dem — die P. ventralis angegeben.

Digitized by Google

Deltoideus internus (clavicularis): Haughton (Falco etc.), Beddard (1884).
Teil des Deltoïde postérieur: A. Milne-Edwards.
Teil des Deltoideus major (Deltoideus minor der Autoren) —: Rüdinger (Spheniscus, Galli), Selenka.
— Ob Pectoralis II? Humphry.
Deltoideus minor: de Man, Fürbringer (1885), Gadow, Buri, Beddard (1898).
Accessoire coracoïdien du Sus-épineux (moyen pectoral des auteurs) und — Accessoire du Sus-épineux (M. pect. des auteurs): Alix (Nothura, Galli), Gervais et Alix (Eudyptes), Filhol.
Accessoire scapulaire du Sus-épineux und — Accessoire coracoïdien du Sus-épineux: Alix (Psittacus etc.).
— Pectoralis III: Garrod, Oustalet, Forbes.
Accessory slip to the Tensor patagii longus: Watson (Aptenodytes).
Coraco-brachialis externus und — Coraco-brachialis internus: Weldon.
Deltoides minor, pars dorsalis und — pars ventralis: Fürbringer (1888).
Scapulo-humeralis: Shufeldt.
Deltoides minor und — Coraco-brachialis internus: Beddard and Mitchell, Mitchell.

Der M. deltoides minor repräsentiert bei den meisten Carinaten einen ziemlich kleinen bis recht kleinen, sich von der Gegend des Foramen triosseum nach dem Anfangsbereiche des Processus lateralis humeri erstreckenden Muskel, kann aber bei gewissen Gruppen unter Ausbildung einer ventralen Portion eine ansehnlichere Ausdehnung erlangen, die jedoch nur selten zu einer sehr beträchtlichen Vermehrung seiner Masse führt. Den Ratiten fehlt er als selbständige Bildung, vielleicht auch vollkommen; nur bei Struthio und Rhea ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß der M. deltoides major derselben auch Elemente eines M. deltoides minor in sich enthält (vergl. p. 529). Unter den Carinaten wurde er bei einigen Trochiliden (Phaethornis [Fürbringer] und Agyrtria [Buri]), vielleicht auch individuell bei Cypselus vermißt.

Bei mäßiger, auf den dorsalen Bereich des Brustgürtels beschränkter Ausdehnung liegt er als kleiner, meist von dem M. deltoides propatagialis ganz oder zum größten Teile bedeckter Muskel in der Nachbarschaft der Mm. pectoralis thoracicus, coraco-brachialis anterior und deltoides major, sowie namentlich der Endsehne des M. supracoracoideus. Die Beziehungen zu dem

Digitized by Google

M. coraco-brachialis anterior bieten wenig Belang dar; bei guter Entfaltung können beide Muskeln dicht aneinander grenzen, bei geringer sind sie durch einen mehr oder weniger großen Spalt voneinander getrennt. Von dem M. pectoralis thoracicus ist der Muskel meist entfernt, kann aber in einzelnen Fällen bis an den Anfang der Insertion desselben reichen oder nimmt mit seinem Ende eine mittlere Lage zwischen den Anfängen der Insertion des M. pectoralis und deltoides major ein. — Viel bedeutsamer als die Beziehungen zu den Mm. pectoralis und coraco-brachialis anterior sind die zu dem M. deltoides major. Dieser deckt mit seinem Anfange in der Mehrzahl der Fälle den Ursprungsteil des M. deltoides minor, kann aber auch bei mehreren Familien denselben zwischen sich nehmen (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, Eurypyga) oder von ihm gedeckt werden (z. B. bei Ciconia, Platalea, Catharista) oder von ihm entfernt sein (z. B. bei gewissen Ardeidae). Von besonderem Interesse ist hierbei die von den Anseres, Chauna, Phoenicopterus, den Pelargi, Herodii, Gruidae und Eurypyga gebildete Reihe. Im weiteren Verlaufe schließt sein dorso-distaler Saum an den ventro-proximalen des M. deltoides major an oder wird von demselben gedeckt oder ist von ihm durch einen mehr oder minder großen Spalt getrennt, — alles Verhältnisse, die im wesentlichen von der Ausdehnung der Insertion des M. delt. major auf die Crista lateralis humeri beherrscht werden (vergl. auch p. 531, 532). Ohne direkte Beziehungen zu dem M. delt. major ist der M. delt. minor unter anderen bei den Impennes, Galli, Columbiformes, Psittaci, Cypselidae, Eurystomus, wo sich zum Teil die Sehne des M. supracoracoideus zwischen beide legt. — In der Regel liegt der Muskel der Insertionssehne des M. supracoracoideus direkt auf, bei vielen Vögeln (insbesondere den Ciconiidae, Accipitres, Cuculidae, Buceros, Podargus, Striges etc. etc.) ist er völlig mit ihr verwachsen, bildet dann eine oberflächliche muskulöse Auflagerung dieser Sehne, greift aber in seiner Insertion etwas weiter distal als dieselbe. Auch in den Fällen einer bloßen Aneinanderlagerung verläuft der M. delt. minor meist der Sehne mehr oder weniger parallel und inseriert distal resp. disto-dorsal oder disto-ventral von ihr. Nur bei gewissen Familien mit besonders mächtig ausgebildeter Sehne des M. supracoracoideus (z. B. bei den Impennes, Galli, Columbiformes, Psittaci, Macrochires) kreuzt er diese Sehne und inseriert proximal resp. proximo-ventral von ihr. — Bei den Impennes wird der

Digitized by Google

Muskel auch durch den clavicularen Kopf des M. anconaeus scapularis bedeckt.

In nicht seltenen Fällen beschränkt sich der M. deltoides minor nicht auf den dorsalen Bereich, sondern greift durch das Foramen triosseum hindurch mit seinem Ursprunge namentlich auf der Membrana coraco-clavicularis ventralwärts weiter. So gewinnt der Muskel eine bei gewissen Familien recht ansehnliche ventrale Ausbreitung, die sich der ursprünglichen Pars dorsalis als Pars ventralis gegenüberstellt. Dieser ventrale Teil wird stets von dem Muskelbauche des M. supracoracoideus bedeckt und kann hierbei mit demselben in geringerer oder größerer Ausdehnung vereinigt sein (z. B. bei Chauna, Phoenicopterus, den Ciconiidae, Accipitres, Crypturus, Cuculidae, Podargus, Striges etc.). Bei dem höchsten Grade dieser Verbindung ist es dann kaum möglich, M. supracoracoideus und P. ventralis m. deltoidis minoris (die in diesen Fällen als Pars intermedia bezeichnet werden möge, vergl. auch p. 443) mit dem Messer zu scheiden, und lediglich die Art der Innervation bestimmt dann, was dem einen, was dem anderen Systeme zugehört.

Der Ursprung des M. deltoides minor beginnt bei Beschränkung auf den dorsalen Abschnitt (Pars dorsalis) von den das Foramen triosseum umgrenzenden Knochen und Bändern und greift in den Fällen, wo eine P. ventralis sich ausbildet, successive auf die Gegend des Processus procoracoideus (resp. den Beginn der Membrana coraco-clavicularis), ferner auf die weitere Ausdehnung dieser Membran (resp. das Coracoid) über und kann sich schließlich bis zum Anfange des Sternum erstrecken. Bei sehr vielen Vögeln beginnt der Muskel lediglich von der dem Foramen triosseum zugekehrten Fläche des Acromion und von dem angrenzenden Teile des Lig. acrocoraco-acromiale (z. B. bei Carbo, Sula, den meisten Laridae und Limicolae, den Columbae, Corythaix [ind.], den meisten Pici, vielen Passeres, Buceros, Steatornis, Caprimulgus); von da aus greift er längs dem genannten Bande auf das Acrocoracoid über und beginnt nun von Acromion, Lig. acrocoraco-acromiale und Acrocoracoid (z. B. bei Vanellus, Charadrius, Parra, Fulica, Hemipodius, Pterocles, den Psittaci, Galbula, einzelnen Passeres, Cypselus, Colius), oder er entspringt vom Acromion, dem Lig. acromio-claviculare und dem Ende der Clavicula (z. B. bei Plotus, Fregata, Psophia, Chionis, Rhamphastus, Atrichia, Merops, Upupa) oder vom Acromion, Acrocoracoid, der Clavicula und den bezüglichen Bändern (Pitta). Ferner, in be-

Digitized by Google

ginnender Ausbildung der ventralen Portion, erstreckt er sich auf den vom Anfange des Coracoids (resp. Proc. procoracoideus) und der Membrana coraco-clavicularis gebildeten Grund des Canalis supracoracoideus (z. B. bei Chauna, einigen Anatinae, Podiceps, Phoenicopterus, Ciconia, Platalea, den Falconidae, Pelecanus, Aptenodytes [Watson], Eudyptes [Alix], Geranus, den Coccyges, Buceros, den Todi, Eurystomus, Podargus, den Striges), wobei er in höchst wechselnder Weise bald den einen, bald den anderen Skeletteil bevorzugen oder auch ganz aufgeben kann. Weiterhin erstreckt er sich in größerer Länge über den coracoidalen Abschnitt der Membrana coraco-clavicularis (proximales $^1/_3$ — $^3/_7$ bei den meisten Anseres [inkl. Cygnus atratus], Colymbus, Botaurus, Nycticorax, Eurypyga, Geranus etc., proximale $^1/_2$—$^3/_4$ bei Cygnus ferus, Ardea, Herodias, Threskiornis, Vanellus, Charadrius, Caprimulgus etc.) und schließlich über die ganze Länge des betreffenden Abschnittes der Membran bis zum Sternum (z. B. bei Catharista, den Tubinares, Spheniscus, den Alcidae, Crypturus, den Galliformes). Die bezüglichen, auch innerhalb der Familien (speciell bei den Anseres, Accipitres, Gruidae und Verwandten, Coccyges und Galbula etc.) sehr wechselnden Verhältnisse zeigen, wie fein der Muskel reagiert, und darum sind auch auf der anderen Seite Uebereinstimmungen, wie sie z. B. die Striges und Podargus darbieten, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Hinsichtlich des geweblichen Verhaltens entspringt der Muskel in seinem dorsalen wie ventralen Abschnitte fast stets fleischig; nur hier und da (z. B. bei gewissen Galli) kann der von dem Sternum oder dem sternalen Ende der Membrana coraco-clavicularis kommende Teil sehnig beginnen, indem der Muskel den hier befindlichen Endteil der Membran usurpiert und zur Ursprungsaponeurose umgestaltet hat.

Weiterhin verläuft der Muskel, in der Regel (wie bereits erwähnt) die Sehne des M. supracoracoideus deckend, über den Bereich des Schultergelenkes hinweg; mitunter (z. B. bei Tubinares, Crypturus, den Galli) kann jedoch seine ventrale Portion bei besonderer Entfaltung in eine specielle Sehne ausgehen, die, neben der Sehne des M. supracoracoideus hinziehend, zu der Kapsel resp. Höhle des Schultergelenkes in nähere Beziehungen tritt, welche einigermaßen an das Verhalten der Sehne des M. supracoracoideus erinnern.

Die Insertion geschieht am distalen Teile des Tuberculum laterale oder am Anfange der Crista lateralis, an deren Rande,

Digitized by Google

bald auf den dorsalen, bald auf den ventralen Saum übergreifend und somit bald dem M. deltoides major, bald dem M. pectoralis thoracicus näher endigend (s. oben p. 537). — Bei mäßiger Ausbildung inseriert der M. deltoides minor meist muskulös; die Pars ventralis kann jedoch auch mit gut ausgebildeter Sehne sich anheften. Dazwischen finden sich alle möglichen Uebergänge einer fleischig-sehnigen Insertion.

Die Größe des Muskels zeigt ein äußerst wechselndes Verhalten. Bei Beschränkung auf den dorsalen Teil ist derselbe von geringer bis mäßiger Größe und zwar bieten Capito, mehrere Passeres, die Macrochires[1]), Alcedinidae und Merops eine recht unbedeutende, die Steganopodes, Columbiformes und Psittaci eine mittelgroße Entfaltung dar. Auch hier finden sich selbst innerhalb der Familien (z. B. bei den Cypselidae, Passeres) mannigfache Schwankungen. Andererseits kann bei guter Ausbildung des ventralen Teiles der Muskel relativ recht ansehnlich werden (vornehmlich bei Spheniscus, Crypturus und den Galli). Den M. deltoides major übertrifft er nur ausnahmsweise an Größe (z. B. bei den Psittaci), den M. coraco-brachialis öfter, kann aber auch viel kleiner als derselbe sein (z. B. bei Phoenicopterus, den Ciconiidae u. A.).

Die bedeutsamste Sonderung des Muskels fällt zusammen mit der Ausbildung der Pars dorsalis und Pars ventralis. Während beide bei vielen Vögeln (z. B. bei den Anseres, mehreren Ardeidae, den Alcidae, Vanellus, Charadrius, Eurypyga, den Tetraonidae, Megapodiidae und Cracidae, Opisthocomus, einigen Caprimulgi und den Striges) nicht oder kaum gesondert sind, zeigt sich eine deutliche, aber noch unvollkommene Scheidung bei mehreren Falconidae, den Tubinares, den Impennes, Crypturus, den Phasianidae etc., die schließlich bei Chauna, Phoenicopterus, den Ciconiidae, mehreren Ardeidae, Catharista, Geranus zu einer mehr oder weniger durchgreifenden Teilung des Muskels führt. — Eine Sonderung anderer Art bieten einige Psittaci dar, bei denen der Muskel mit 2 Köpfen, einem acromialen und einem acrocoracoidalen, entspringt.

Innerviert durch den N. deltoides minor, der als vorderster Zweig des N. axillaris in der Regel durchweg von dem M. deltoides major bedeckt nach vorn zu seinem Muskel zieht. Bei höherer Entfaltung des M. deltoides minor versorgt er zuerst

1) Hier bei einigen Trochilidae mikroskopisch und selbst ganz verkümmert (Burr, s. auch oben).

Digitized by Google

den dorsalen Abschnitt und tritt dann, durch das Foramen triosseum verlaufend, zu dem ventralen, meist in der Mitte desselben oder näher seiner Insertion, hiermit zugleich dokumentierend, daß der ventrale Abschnitt erst einem sekundären Wachstumsprozesse seine Ausbildung verdankt.

Der M. deltoides minor ist unzweifelhaft zu der Deltoides-Gruppe zu rechnen, bietet aber hinsichtlich der Bestimmung seiner specielleren Homologien mit den anderen Sauropsiden erhebliche Schwierigkeiten dar. Ein komplettes Homologon bei diesen fehlt jedenfalls. Doch kann man bei verschiedenen Abteilungen der Reptilien vereinzelte Vergleichspunkte nachweisen. Unter den Cheloniern ist es vor allem Trionyx (cf. Schultermuskeln, II, p. 267, 268), die in ihrem M. procoraco-plastro-humeralis eine indifferente Bildung darbietet, welche ungesonderte Elemente eines M. supracoracoideus und M. deltoides minor in sich enthält und somit eine gewisse Parallele zu den Vorkommnissen bei den Vögeln darbietet, wo auch beide Elemente in näherer Beziehung zu einander stehen können (Portio intermedia). Bei den anderen untersuchten Cheloniern ist diese Sonderung vorhanden; hier enthält der M. scapulo-procoraco-plastro-humeralis zum Teil dem M. deltoides minor vergleichbare Elemente. — Bei den kionokranen Lacertiliern sind direkte Homologien noch schwerer zu konstatieren; dem M. delt. min. verwandte Gebilde könnte man in dem vorderen ventralen Bereiche des M. dorsalis scapulae (Schultermuskeln, III, 1875, p. 730, und IV, 1900, p. 427 f.) zu finden vermeinen, dieselben zeigen aber im Vergleiche mit den Vögeln eine sehr abweichende Lage zu dem (dem M. deltoides major der Vögel allerdings nur inkomplett homologen) M. deltoides inferior (III, p. 732; IV, p. 430 f.). Ich neige mehr zur Annahme, daß der gesamte M. dorsalis scapulae der Reptilien bei den Vögeln gänzlich verschwunden ist, wozu mir insbesondere die Verhältnisse bei den Krokodiliern als Anhalt dienen (IV, p. 510, 511). Bei den Chamaeleontiden erstreckt sich der M. deltoides infer. (Schultermuskeln, III, p. 762 f.; IV, p. 454 f.) mit seinem Ursprunge weit in das ventrale Gebiet über das Coracoid und selbst Sternum und bietet damit eine gewisse Aehnlichkeit mit der P. ventralis des M. deltoides minor der Vögel dar. Diese Aehnlichkeit ist indessen nur eine scheinbare, insofern als die erwähnte Bildung bei den Chamaeleontiden oberflächlich, und den M. supracoracoideus deckend, sich ventralwärts ausgebreitet hat, während der M. deltoides minor der Vögel erst nach Ausbildung des Foramen

Digitized by Google

triosseum seine ventralwärts gehende Wanderung durch dasselbe, und bedeckt vom M. supracoracoideus, begann; wie dieser letztere verdankt auch er erst der Entfaltung des Acrocoracoides die eigentümliche Art seiner ventralen Ausbreitung über Coracoid, Membrana coraco-clavicularis und Sternum. — Auch bei den Krokodiliern (Schultermuskeln, III, 1875, p. 796—799, und IV, 1900, p. 510—512) sind direkte Homologien nicht aufzufinden; nur entfernt erinnern in der Lage gewisse tiefe Bündel des M. deltoides scapularis inferior an den M. deltoides minor der Vögel; besondere Beachtung verdient, daß sich an der entsprechenden Stelle des Skelets die P. scapularis (superior) m. supracoracoscapularis (p. 785) befindet, eine Bildung, die zu dem prozonalen Systeme des M. supracoracoideus gehört und einer dorsalen Ausbreitung dieses Muskels ihre Entstehung verdankt, ferner daß bei Alligator auch ein ziemlich inniger Verband zwischen dieser und dem ventralen Rande des M. deltoides inferior (der damit lebhaft an die oft recht intimen Wechselbeziehungen zwischen M. pectoralis II und M. deltoides minor der Vögel erinnert) zur Beobachtung kam (Schultermuskeln, IV, 1900, p. 512).

Ein Blick auf die Verhältnisse bei den Amphibien ergiebt in dem M. procoraco-humeralis der Urodelen (Schultermuskeln, I, p. 272) ein Gebilde, das nach Lage und Innervation (durch die Nn. dorsalis scapulae und supracoracoideus) in einer gewissen, doch sehr allgemeinen Homologie zu dem oben genannten Muskel von Trionyx steht und somit auch eine gewisse Parallelität zu der P. intermedia des M. deltoides minor und dem M. supracoracoideus der Vögel darbietet. Natürlich ist hier noch weniger an einen direkten Vergleich zu denken; beide Parallelen zeigen aber, daß die Verbindung der beiden letztgenannten Muskeln der Vögel auf einen sehr alten Indifferenzzustand hinweist, daß also dieser Teil des Muskelsystems der Vögel weder von dem der meisten Chelonier, noch von dem der Lacertilier oder Crocodilier ableitbar ist, sondern seine Wurzeln tiefer und selbständiger, zwischen diesen Abteilungen der Sauropiden besitzt. Und da ich, wie bereits oben (p. 541) hervorgehoben, von einer Homologisierung mit dem Deltoides scapularis s. Dorsalis scapulae der Reptilien absehe, so bleibt nur die Wahl, den Deltoides minor der Vögel als ganz früh selbständig gewordenen, tiefen und ventralen Abschnitt des Deltoides major aufzufassen.

Die Vergleichung mit Gebilden der menschlichen Anatomie ist nicht minderen Schwierigkeiten unterworfen. Der Muskel ist

denn auch in mannigfachster Weise als Subclavius, Pectoralis III, Coraco-brachialis externus, Coraco-brachialis internus, Supraspinatus oder Teil desselben, Deltoides (externus, inferior, internus, major, medius, minor, posterior, secundus) oder Teil davon, endlich als Teil des Tensor patagii longus gedeutet worden. Auch wurde die Zusammengehörigkeit seiner beiden Teile (P. dorsalis und ventralis) von der Mehrzahl der Autoren verkannt; JÄGER und später ALIX hatten jedoch das richtige Gefühl für dieselbe, wenn auch ihre Deutung — als Teile des M. supraspinatus — nicht annehmbar ist.

Auf Grund der Innervation kann, wie bereits oben bemerkt, nur an eine Homologie mit den von dem N. axillaris versorgten Muskeln des Menschen (Deltoides major und Teres minor) gedacht werden. Die tiefe Lage, die mehr proximale Insertion, der enge Anschluß an den M. supracoracoideus ergeben mehrfache Vergleichungspunkte mit dem menschlichen Teres minor, der auch zum Teil von dem M. deltoides bedeckt wird, mehr proximal als derselbe inseriert und in der Regel dem M. infraspinatus (der demselben Systeme wie der M. supracoracoideus der Sauropsiden angehört) mehr oder minder innig angeschlossen ist; die Art des Ursprungs und die Lage im proximalen Bereiche der Scapula bei dem Deltoides minor der Vögel, im distalen bei dem Teres minor des Menschen bieten dagegen Differenzen dar, von keiner durchschlagenden Bedeutung und durch die große Wanderungsfähigkeit der Muskelursprünge erklärbar, immerhin aber schwerwiegend genug, um hinsichtlich einer direkten Vergleichung beider Muskeln Vorsicht zu üben. Ich gebrauchte deshalb für den Muskel die mehr indifferente Bezeichnung als Deltoides minor.

Ob die Ratiten jemals einen M. deltoides minor besaßen, entzieht sich der Beweisführung; die Wahrscheinlichkeit ist nicht von der Hand zu weisen. In ihrem jetzigen Zustande fehlt er wie bereits betont, als selbständiger Muskel, kann aber möglicherweise, wenn auch mit keiner großen Wahrscheinlichkeit, in dem Deltoides major (resp. communis) von Struthio und Rhea enthalten sein, sei es als ein niemals von ihm abgetrennter, sei es als ein erst mit der beginnenden Rückbildung seine Selbständigkeit einbüßender und in den Deltoides major eingehender Teil. Daß bei den genannten longihumeralen Ratiten der M. deltoides einstmals eine viel bedeutendere Ausbildung besaß, ist mit Sicherheit anzunehmen (vergl. auch p. 532); die brevihumeralen Casuariidae und Apterygidae waren dagegen in diesem Sinne minder bevorzugt.

15. Mm. scapulo-humerales (*sch*).

Das System der Mm. scapulo-humerales wird bei den Carinaten von den beiden Muskeln:

A. M. scapulo-humeralis anterior (*sch. a*)

B. M. scapulo-humeralis posterior (*sch. p*)

gebildet, die, von vereinzelten unbedeutenden Verbindungen abgesehen, 2 wohl abgegrenzte Muskeln darstellen. Bei den Ratiten kommt nur ein hierher gehöriger Muskel zur Beobachtung, der ganz (Casuarius, Apteryx) oder in der Hauptsache (Struthio, Rhea) dem M. scapulo-humeralis posterior entspricht; der M. scapulo-humeralis anterior der Carinaten scheint bei ihnen gänzlich in Rückbildung getreten zu sein.

a) Scapulo-humeralis anterior (*sch. a*) [1].

(Fig. 202, 203, 258—262.)

M. quintus: V. Coiter.
M. septimus alam movens: Aldrovandi, Steno.
Huméro-scapulaire, Schultermuskel, Humero-scapularis, Scapulo-humeralis: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Carus, Prechtl, Rolleston.
Humero-scapularis parvus, Kleiner Schultermuskel: Tiedemann, Heusinger, Carus, Meursinge, Klemm, Ulrich.
Scapulo-huméral (Petit rond): L'Herminier.
Teres minor: Kuhl, wohl Reid, wahrscheinlich Nitzsch und Giebel.
Obergrätenmuskel, Supraspinatus, Sus-épineux: Meckel, vielleicht Owen, Milne-Edwards, Rüdinger, Shufeldt.
Obergrätenmuskel oder kleiner runder Muskel, Supraspinatus and Teres minor, Teres minor (Supraspinatus): Schöpss, Beddard and Mitchell, Mitchell.
Infraspinatus: Mayer, vielleicht Coues, Selenka, de Man.
Coraco-brachialis III: Retzius.
Teres minor s. Infrascapularis: Gurlt.
Axillaris: Sundevall.

---

1) Buchet hat diesen, nach seiner Angabe nur von Alix abgebildeten, aber noch von keinem Autor erwähnten oder beschriebenen Muskel im Jahre 1892 neu entdeckt. Dabei ist ihm entgangen, daß derselbe schon seit etwa 300 Jahren (Aldrovandi, 1599) von etwa 40 Autoren bei mehreren Hunderten von Vögeln untersucht und beschrieben worden ist. Ich allein habe 1888 auf 13 Folioseiten über ihn gehandelt. — Uebrigens verdient Buchet's Beschreibung alle Anerkennung.

Digitized by Google

Accessoire du faisceau externe du scapulaire, Accessoire externe du sous-scapulaire: Alix, Gervais et Alix.
Scapulo-humeralis anterior, Scapuli-humeralis anterior: Fürbringer, Gadow, Beddard (1898), Buri.
Omo-brachial: Buchet.

Ziemlich kleiner bis sehr kleiner Muskel, der von dem Anfange der postglenoidalen Scapula nach dem Beginne der Dorsalfläche des Humerus verläuft, wo er meist zwischen den Anfängen des hinteren und medialen Kopfes des M. anconaeus humeralis inseriert. Bei den Ratiten ist er nicht nachweisbar. Ebenso fehlt er bei zahlreichen Carinaten (Chauna [Fürbringer, Mitchell][1]), Platalea, Threskiornis, Fregata, Impennes, Psophia, Chunga, Hemipodius?, Opisthocomus, Pterocles, den Columbae, Cacatua, Buceros, Bucorvus) und zwar, wie durch die Vergleichung mit den verwandten Gattungen und Familien erkannt wird, infolge einer sekundären Verkümmerung.

Der M. scapulo-humeralis anterior wird bei angelegtem Flügel von dem Anfange des M. anconaeus scapularis gedeckt und deckt andererseits wieder einen Teil des M. subscapularis externus; häufig liegt er zugleich dem dorso-distalen Bereiche der Kapsel des Schultergelenkes direkt an und kann auch mit ihr mehr oder minder innig verwachsen. Sein hinterer Rand zeigt, soweit die Ursprungshälften in Frage kommen, wechselnde Beziehungen zu dem vorderen des M. scapulo-humeralis posterior: bald sind beide Muskeln mehr oder minder weit voneinander entfernt (z. B. bei einzelnen Anseres, den Colymbo-Podicipedes, Phoenicopterus, Ciconia, den Ardeidae, Accipitres, Steganopodes, Tubinares, Otis, Eurypyga, Aramus und Geranus, den Psittaci, den Macrochires, Colius, Merops, Eurystomus, Podargus, den Striges etc.), bald einander genähert (bei den meisten Anseres, Cuculus, Indicator, Harpactes, Caprimulgus etc.), bald grenzen sie direkt aneinander (z. B. bei einzelnen Anseres, den Fulicariae, Corythaix, den meisten Pici, Atrichia, der Mehrzahl der Passeres, den Alcedinidae, Upupa und den Todi); bei Crypturus und vielen Galli deckt der vordere Rand des mächtig entwickelten M. scapulo-humeralis posterior den hinteren des M. scap.-hum. anterior. Im weiteren Verlaufe weichen beide Muskeln, auch wenn sie sich anfangs berühren, mehr aus-

1) Bei Palamedea ist der Muskel vorhanden (Beddard and Mitchell).

Digitized by Google

einander und werden in der Regel an der Insertion durch die intermediäre Partie des medialen Kopfes des M. anconaeus humeralis (s. diesen) getrennt; nur bei Ketupa wurde ein partieller Zusammenhang beider beobachtet.

Der Ursprung des Muskels beginnt von dem Anfangsbereiche der postglenoidalen Scapula, und zwar je nach seiner Entfaltung etwa in der Breite von $^1/_{14}$—$^1/_5$ der scapularen Länge (das nähere Detail s. in den Untersuchungen, 1888). Bei den meisten Vögeln beschränkt sich der Ursprung auf den ventralen Rand der postglenoidalen Scapula [1]), nicht so selten erstreckt er sich aber auch auf den ventralen Teil der Außenfläche (z. B. bei den meisten Anseres [in verschiedener Breite], mehreren Fulicariae, Corythaix, Cuculus, Colius, Harpactes, Todus, Eurystomus, Caprimulgus) und selbst auf die Hauptbreite der Scapula an der bezüglichen Stelle (z. B. bei den Megapodidae, Pico-Passeres, den Alcedinidae, Momotus) [2]). Zugleich zeigt sein Ursprung bemerkenswerte Beziehungen zu dem sehnigen Ursprungskopfe des M. anconaeus scapularis: bald wird er von demselben in der Hauptsache gedeckt (bei den Colymbidae, Ardeidae, Sula, Pelecanus, Tubinares, Alcidae, Laridae, Parra, Crypturus, Psittaci etc.), bald liegt er hauptsächlich distal von ihm (namentlich bei den meisten Charadriidae, Fulicariae, der Mehrzahl der Coracornithes), bald beginnt er vornehmlich ventral resp. ventral-proximal vor ihm (z. B. bei Phoenicopterus, Ciconia, den meisten Accipitres, Aramus, Otis, den Striges etc. etc); auch ist er hierbei nicht selten mit dieser Ursprungssehne verwachsen (z. B. bei den meisten Accipitres, Plotus, Otis, mehreren Charadriiformes [besonders Parra], Porphyrio, den Striges etc.); namentlich bei den beiden letzteren Familien entspringt der Muskel teils von der Scapula, teils von dieser Sehne. Bei Crypturus und den Galli wird der Muskel auch zum Teil von dem kräftigen Lig. scapulo-humerale laterale bedeckt, das hier kein reines Band ist, sondern den Ankerungen des M. anconaeus scapularis (s. diesen) seine Verstärkung verdankt; auch kann er mit einem Teile seiner Fasern (insbesondere bei den meisten Tetraonidae) oder selbst ausschließlich (bei Bonasa, den Cracidae) von diesem Bande entspringen.

Die Insertion des M. scapulo-humeralis anterior findet in der Regel disto-lateral neben der Fossa pneumo-anconaea des

1) Bucher's Deuxième type.
2) Bucher's Premier type.

Humerus, mitunter an einer leisen Erhebung (Eminentia scapulo-humeralis, cf. p. 212 der Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel) statt; nur bei mehreren Striges endet der Muskel ganz oder in der Hauptsache bereits proximal von der Fossa pneumo-anconaea. Bei der Mehrzahl der Vögel inseriert er muskulös zwischen dem Caput posticum und Cap. mediale des M. anconaeus humeralis, mehr oder minder tief zwischen deren Anfänge eingreifend; bei Rückbildung des Cap. posticum findet seine Insertion natürlich proximo-lateral neben dem Anfange des M. anconaeus humeralis (Cap. mediale) statt (z. B. bei Geranus, Aramus). Andererseits kann er auch proximal von dem M. anc. humeralis enden (z. B. bei Phoenicopterus, Otis, Ocydromus, den Psittaci, Galbula, Eurystomus), in welchen Fällen entweder der M. scapulo-humeralis anterior oder die Köpfe des M. anc. humeralis schwach ausgebildet sind.

Die Größe des Muskels ist niemals eine bedeutende. Ein relativ nicht unansehnlicher M. scapulo-humeralis anterior findet sich unter anderen bei den meisten Anseres (Fig. 202) [besonders bei Cygnus ferus], den Rallinae s. str., den Pici, Atrichia und den meisten Passeres (namentlich den größeren Formen derselben), ein sehr kleiner bei Palamedea (Beddard and Mitchell), Phoenicopterus, Ciconia (Fig. 259), den Accipitres, Sula, vielen Limicolae, Otis, Crypturus, den meisten Psittaci (Fig. 262). Meist sind hier die primitiveren Formen (Palamedea; Catharista; Plotus und Carbo; Chionis; die Megapodiidae; Melopsittacus) durch einen relativ größeren, die höher stehenden Gattungen dagegen (Chauna; Uraëtos; Pelecanus [Fig. 260] und Fregata; die Scolopacinae, Charadriinae, Parridae; Meleagris [Fig. 261]; Eclectus, Psittacus [Fig. 262], Cacatua) durch einen kleineren resp. vollkommen reduzierten Muskel gekennzeichnet.

Innerviert durch den N. scapulo-humeralis anterior, der meist am Anfange mit dem N. subscapularis externus oder N. scapulo-humeralis posterior verbunden ist und dann als feines Fädchen zu seinem Muskel verläuft.

Für die Vergleichung der Mm. scapulo-humerales anterior und posterior der Vögel mit entsprechenden Gebilden bei den Reptilien bildet wieder Sphenodon den Schlüssel, indem hier gleichfalls zwei Mm. scapulo-humerales (profundi), ein anterior und posterior, entwickelt sind (Schultermuskeln, IV, 1900, p. 486—489), während bei den bisher untersuchten Lacertiliern nur der Scapulo-hume-

ralis (profundus) anterior (Schultermuskeln, IV, p. 432 und 456), bei den Krokodiliern nur der Scapulo-humeralis (profundus) posterior (Schultermuskeln, IV, p. 512 f.) erhalten geblieben und zum Teil weitergebildet worden ist. Der M. scapulo-humeralis anterior (coraco-scapulo-humeralis anterior) repräsentiert bei den meisten kionokranen Lacertiliern und bei Sphenodon einen nicht unansehnlichen Muskel und zeigt zugleich bei dem Rhynchocephalier ein feines und schmales tiefes Muskelband (a. a. O. p. 487), welches mit dem kleinen M. scapulo-humeralis anterior vieler Vögel eine ganz überraschende Aehnlichkeit der Lage, des Ursprunges und der Insertion, der Verlaufsrichtung und der Innervation darbietet[1]). In diesem tiefen Muskelbande von Sphenodon erblicke ich das Homologon des M. scapulo-humeralis anterior der Vögel, vergleiche denselben somit der tiefen und caudalen (scapularen) Portion des M. scapulo-humeralis anterior der Rhynchocephalier (und zum Teil Lacertilier). Von da aus hat er bei den Vögeln eine lediglich auf die Scapula und insbesondere auf den direkt hinter (caudal von) dem Ursprung des M. anconaeus scapularis gelegenen Abschnitt derselben beschränkte Entwickelung genommen, die, neue Bezirke erobernd, sich auf die Außenfläche des Anfanges der postglenoidalen Scapula ausdehnen konnte, hierbei aber immer in bescheidenen Grenzen blieb, bei nicht wenigen Vögeln aber (den oben p. 545 angeführten Carinaten und den Ratiten) in Rückbildung bis zum schließlichen vollkommenen Schwunde trat. Der den Lacertiliern abgehende M. scapulo-humeralis posterior repräsentiert bei den Rhynchocephaliern und Krokodiliern gleichfalls einen kleinen Muskel; derselbe ist bei den Vögeln zu großer und voluminöser Entwickelung gelangt und bildet den ansehnlichen M. scapulo-humeralis posterior derselben (s. p. 549—553)[2]).

Ein direktes Homologon des M. scapulo-humeralis anterior der Vögel mit Gebilden der menschlichen Anatomie dürfte wohl

---

1) Auch bei Uroplates und den Chamaeleontidae (Schultermuskeln, III, p. 764; IV, p. 434 und 456) ist der Muskel recht zurückgebildet und auf den der humeralen Gelenkfläche benachbarten Teil des Schultergürtels retrahiert, übrigens aber in einer Weise differenziert, die eine speciellere Anknüpfung an den Muskel der Vögel nicht gestattet.

2) Ich hebe hervor, daß die hier mitgeteilte Ableitung und Vergleichung des M. scapulo-humeralis anterior der Vögel nicht unerheblich von der 1888, p. 659 gegebenen abweicht.

Digitized by Google

vergebens gesucht werden; doch besitzt er relativ noch die nächsten Beziehungen zu dem M. subscapularis resp. dessen Varietäten, ein Verwandtschaftsverhältnis, das bereits von Rolleston und Alix angedeutet wurde. Den von vielen Autoren aufgestellten Vergleichungen mit den Mm. coraco-brachialis, supraspinatus, infraspinatus und teres minor vermag ich nicht zu folgen, während die eigenartige Bezeichnung als besonderer M. proprius, M. humeroscapularis, M. scapulo-humeralis oder M. axillaris von seiten anderer Autoren wenigstens das abweichende Verhalten den normalen menschlichen Bildungen gegenüber besser zum Ausdruck bringt.

b) Scapulo-humeralis posterior (*sch. p*).

M. quartus: V. Coiter.
M. sextus alam movens: Aldrovandi.
Sus-scapulaire, Oberschulterblattmuskel, Supra-scapularis: Vicq d'Azyr, Wiedemann, Tiedemann, Heusinger, Carus, d'Alton, Gurlt, Meursinge, Klemm, Ulrich.
Schulterblattmuskel: Merrem, Prechtl.
Oberschultergrätenmuskel: Carus.
Unterschultergrätenmuskel, Infraspinatus, Sous-épineux: Meckel, Reid, Milne-Edwards, Watson, Smith.
Sus-scapulo-huméral (Sus- et sous-épineux): L'Herminier.
Untergrätenmuskel oder Großer runder Muskel, Infraspinatus aut (or) Teres major: Schöpss, Owen (Apteryx).
Teres minor: Mayer, wahrscheinlich Macalister.
Teres major, Grand rond: Retzius, Nitzsch, Giebel, Rolleston, Selenka, de Man, Perrin, Alix, Gervais et Alix, Strasser, Haswell, Forbes, Filhol, Beddard and Mitchell, Mitchell.
Infraspinatus und Teres major: Tiedemann, Owen (Comp. Anat.), Gruber, Shufeldt.
Supra- et Infraspinatus: Haughton.
Infraspinatus und Teres minor: Rüdinger.
Teres: Coues, Garrod, Beddard (1884, 1899).
Einer der Mm. subscapulares: Fürbringer (1879).
Ob Grand dorsal (?): Jullien.
Scapulo-humeralis posterior, Scapuli-humeralis posterior: Fürbringer (1885, 1888), Gadow, Beddard (1898), Buri.

Der M. scapulo-humeralis posterior repräsentiert im Gegensatze zu dem M. scapulo-humeralis anterior einen bei den Cari-

Digitized by Google

naten meist breiten und ansehnlichen bis recht ansehnlichen Muskel, der von der hinteren Hauptausdehnung der Außenfläche der Scapula beginnt und mit stark konvergierenden Fasern nach dem Processus medialis humeri geht. Bei den Ratiten bildet er einen mäßig großen bis recht kleinen Muskel, fehlt aber niemals gänzlich; bei Struthio und Rhea stellt er sogar ein — im Vergleiche zu den anderen kleinen Muskeln dieser Gattungen — relativ ausgedehntes Gebilde vor.

Der M. scapulo-humeralis posterior liegt bei den Carinaten zum Teil direkt unter der Haut, zum Teil wird er von den Mm. latissimi dorsi gedeckt; meist ist der gedeckte Teil der größere, doch kann bei Rückbildung des einen oder des anderen M. latissimus dorsi (s. diese) die direkt unter der Haut befindliche Stelle eine größere Ausdehnung gewinnen. Andererseits deckt der Muskel in wechselnder Ausdehnung Teile der Mm. serrati superficiales anterior und posterior, sowie des M. subscapularis externus, bei gewissen Vögeln (z. B. bei Crypturus, vielen Galli) auch den hinteren Rand des M. scapulo-humeralis anterior. Meist liegt letzterer Muskel direkt oder in geringerer oder größerer Entfernung vor ihm (Näheres s. p. 545 f. und die specielle Beschreibung in den Untersuchungen, p. 654—659). Das Gleiche gilt von der zweiten scapularen Ankerung des M. anconaeus scapularis, die aber mitunter auch den vorderen Saum des M. scapulo-humeralis posterior deckt resp. (z. B. bei Chauna, Geranus etc.) in ihrem Ursprunge von dem Beginne dieses Muskels umfaßt wird (vergl. M. anconaeus scapularis). — Am Insertionsteile verläuft der M. scapulo-humeralis posterior medial von den Mm. anconaeus scapularis und latissimi dorsi und lateral von der Sehne des M. anconaeus coracoideus nach dem Humerus, um hier distal von den Mm. coraco-brachialis posterior und subcoracoscapularis und proximal von dem Caput mediale des M. anconaeus humeralis zu enden. In der Regel grenzt er hier direkt an seine Nachbarmuskeln und wird oft von 2 gut ausgeprägten Zipfeln des Cap. mediale umgriffen (vergl. M. anc. humeralis). Häufig ist auch sein distaler Rand nahe der Insertion fester oder lockerer mit der Sehne des M. anconaeus coracoideus (s. diesen) verbunden und kann durch dessen Vermittelung in einzelnen Fällen auch zu M. pectoralis abdominalis und M. latissimus posterior in Beziehung treten (z. B. bei Crypturus, den Galli, Pterocles, cf. p. 439 f., sowie M. anc coracoideus).

Digitized by Google

Bei den Ratiten sind infolge der Rückbildung der Muskulatur die angeführten Relationen minder direkte geworden: der M. scapulo-humeralis (posterior) hat sich von den Nachbarmuskeln mehr oder minder weit entfernt und nimmt namentlich bei Casuarius und Apteryx eine recht isolierte Lage ein. Eine Ausnahme bildet jedoch bei Struthio und Rhea die Beziehung zu der Ursprungssehne des M. anconaeus scapularis, welche von dem Anfange des M. scapulo-humeralis posterior hinten fast direkt begrenzt (Struthio) und selbst umgriffen wird (Rhea), ein Verhalten, das sehr an die Lage des M. scapulo-humeralis anterior bei vielen Carinaten erinnert (cf. p. 547) und die Auffassung des Muskels als eines gemeinsamen M. scapulo-humeralis unterstützt.

Der Ursprung des M. scapulo-humeralis posterior beginnt bei den Carinaten von der Außenfläche der Scapula in wechselnder Ausdehnung im Bereiche der distalen $^1/_2$—$^6/_7$. Die geringere Breite (distale $^1/_2$—$^8/_5$) wurde unter anderen bei Cygnus atratus, einigen Falconidae, Pelecanus, Fulmarus, Spheniscus, Alca, einzelnen Columbae, Melopsittacus, Psittacula, den meisten Pici, einigen Cypselidae, Dacelo, Alcedo, Merops, Upupa, Momotus und den Coraciiformes, die größere (distale $^4/_5$—$^6/_7$) bei den meisten Fulicariae (exkl. Eulabeornis und Ocydromus) und der Mehrzahl der Galli beobachtet; weitaus bei den meisten Vögeln entspringt der Muskel von den distalen $^2/_3$, bei vielen auch von den distalen $^3/_4$ der Scapula. Bei kräftiger Entfaltung des Muskels wird die ganze Fläche der bezüglichen Strecke der Scapula inkl. Ende vom Ursprunge eingenommen (so besonders bei vielen Limicolae, mehreren Fulicariae, Crypturus, den Galli, Columbiformes, der Mehrzahl der Coracornithes); bei minderer Ausbildung bleibt das hintere Ende der Scapula in wechselnder Ausdehnung (Mehrzahl der Vögel) oder der dorsale Saum (allein z. B. bei Fregata, Rhynchaea, Colius etc., nebst dem hinteren Ende bei den meisten Vögeln) frei. Das letztere Verhalten drückt eine eben beginnende Rückbildung aus. Im übrigen lassen sich aus dem Verhalten des scapularen Ursprunges mancherlei systematische Direktiven gewinnen. — Bei mehreren Vögeln beginnt der Muskel auch noch von dem Lig. scapulo-humerale laterale (viele Galli) oder von der zweiten scapularen Ankerung des M. anconaeus scapularis (Geranus). Außerdem greift er recht allgemein auch auf die Aponeurose des M. serratus superficialis, namentlich des posterior über, von welcher bei kräftiger Ausbildung des Muskels eine ansehnliche Anzahl tiefer Bündel beginnt.

Digitized by Google

Bei den Ratiten ist die Retraktion des Muskelursprunges von dem dorsalen Saume und dem distalen Ende der Scapula noch weiter gegangen. Der Muskel beginnt hier nur von dem ventralen Rande und ventralen Saume der Außenfläche der Scapula, bei Rhea, Struthio und Apteryx noch in einiger Ausdehnung (doch mit seinem hinteren Rande um $^1/_6$—$^1/_3$ der scapularen Länge von deren distalem Ende entfernt), bei Casuarius lediglich im Bereiche des 2. Achtels.

Der M. scapulo-humeralis posterior entspringt in der Regel muskulös oder vorwiegend muskulös, beginnt somit als breiter und kräftiger Muskelbauch, der nach der Insertion zu schnell konvergiert, hierbei oft eine fiederige Anordnung zeigt und schließlich in eine breite und kräftige Endsehne übergeht.

Dieselbe inseriert in großer Uebereinstimmung bei allen Carinaten an dem distalen Bereiche des medialen Schenkels des Tuberculum mediale und an dem Anfange der Crista medialis des Humerus. Bei den Ratiten, wo die betreffenden Knochenvorsprünge minder ausgeprägt sind, wird doch die betreffende Stelle innegehalten.

Die Größe des Muskels ist bei den Carinaten fast immer eine ansehnliche. Relativ besonders bedeutend zeigt er sich entfaltet bei den Impennes, Otis, Chunga, Crypturus, den alectoropoden Galli, Cuculidae, Trogonidae; eine relativ geringere, mittelgroße Entwickelung bieten Cygnus, die Colymbidae, Phoenicopterus, die Ardeidae, Steganopodes, Parra, Aramus, Psophia, Ocydromus, die Psittaci, Corythaix, die Capitonidae, Macrochires etc. dar. Die Mehrzahl der Vögel kennzeichnet ein ansehnlicher Muskel, der übrigens in seinen verschiedenen Dimensionen nicht unbeträchtlich wechselt. Bei den Ratiten ist der Muskel bei Struthio und Rhea relativ ganz breit ausgebildet, bei Apteryx ziemlich klein, bei Casuarius und Dromaeus sehr klein. Man wird hierin verschiedene Grade der Reduktion erblicken dürfen.

Eine Sonderung wurde nur individuell bei Rhea beobachtet, wo der einheitlich entspringende Muskel im weiteren Verlaufe sich in ein kleineres vorderes und ein größeres hinteres Fascikel (Pars anterior und P. posterior) spaltet, die beide gesondert inserieren und einigermaßen an das Verhalten der Mm. scapulohumerales anterior und posterior der Carinaten erinnern. Auch dieses Moment spricht zu Gunsten der Auffassung des Muskels von Rhea als M. scapulo-humeralis (communis), läßt aber — wegen

der Singularität des Falles — weitere Untersuchungen an einem reicheren Materiale wünschenswert erscheinen.

Innerviert durch den M. scapulo-humeralis posterior, der in der Regel in den vorderen Bereich seines Muskels eintritt, damit zugleich das sekundäre Wachstum des Muskels nach hinten dokumentierend.

Den M. scapulo-humeralis posterior vergleiche ich, wie bereits oben (p. 548) betont worden, mit dem M. scapulo-humeralis (profundus) posterior der Rhynchocephalier und Krokodilier. Auf den ersten Blick hat diese Homologisierung des ansehnlichen Muskels der Vögel mit dem kleinen Muskelgebilde der genannten Reptilien wenig Einnehmendes, während sich ein Vergleich mit dem viel größeren M. teres major der Krokodilier derselben viel ungezwungener darzubieten scheint. Doch bin ich außer Stande, den letzteren zu acceptieren, da der M. teres major distal von dem N. axillaris verläuft und in der Regel in seinem Insertionsbereiche mehr oder minder innige Beziehungen zu dem M. latissimus dorsi darbietet, der M. scapulo-humeralis posterior der Vögel aber proximal von dem Axillarnerv nach dem Humerus geht und an der Insertion durch die ganze Breite des M. anconaeus humeralis von dem M. latissimus dorsi getrennt ist; auch kommt bei Rhea, vielleicht auch bei anderen Ratiten, ein mit dem M. scapulo-humeralis koexistierender rudimentärer M. teres major zur Beobachtung (cf. p. 484 f.). Ich bin somit geneigt, anzunehmen, einerseits, daß den Vorfahren der Vögel ursprünglich ein kleiner M. scapulo-humeralis posterior zukam, der, wie so viele andere Muskeln des Vogelflügels, successive zu einem sehr ansehnlichen Muskel heranwuchs und hiermit zugleich einen gewichtigen Faktor für die Verlängerung der Scapula bildete; andererseits, daß der bei den Reptilien schon unbeständige M. teres major bei der überwiegenden Mehrzahl der Vögel zur völligen Reduktion gelangte oder doch seine Selbständigkeit gänzlich verlor und in den M. latissimus dorsi anterior aufging (vergl. p. 487).

Hinsichtlich des Vergleiches mit Gebilden der menschlichen Anatomie gilt das bereits bei dem M. scapulo-humeralis anterior Gesagte (cf. p. 549). Von den beiden Muskeln, die in Frage kommen können, den Mm. subscapularis und teres major, gebe ich der Vergleichung mit dem ersteren den Vorzug, kann aber auch zu diesem Muskel keine direkte und vollkommene Homologie finden. Die anderen von den Autoren aufgestellten Deutungen bin ich nicht in der Lage anzunehmen.

Digitized by Google

16. Subcoracoscapularis (*sbsc, sbc, sbsc. i, sbsc. e*).

a) *Caput coracoideum* (*M. subcoracoideus*):

Wahrscheinlich Teil (Première et seconde portion) des Sous-clavier externe: Vicq d'Azyr.
Vorderer anziehender Muskel: Merrem.
Accessorische Fasern zum Subscapularis: Wiedemann.
Teil des Subscapularis: Carus, Schöpss, Mayer, Sundevall, Macalister, Rüdinger.
Teil des Coraco-sous-scapulo-huméral: L'Herminier.
Hakenarmmuskel oder kleiner runder Muskel: Meckel.
Oberhakenarmmuskel, Coraco-brachialis superior: Schöpss, Owen, Stannius, Rolleston, Oustalet.
Coraco-brachialis superior (rectius sterno-coraco-brachialis): d'Alton.
Rabenschnabel-Armmuskel, Coraco-brachialis, Coraco-brachial: Gurlt, Pfeiffer, Owen, Milne-Edwards, Perrin, Jullien, Watson, Beddard, Shufeldt, Smith.
Subscapularis II s. Coraco-brachialis superior: Nitzsch-Giebel.
Sternal- und Coracoidal-Portion des Pectoralis IV: Magnus.
Coraco-brachialis brevis: Selenka, Young, Garrod.
2. en 3. portië van den M. coraco-brachialis brevis: de Man.
Faisceau accessoire coracoïdien du sous-scapulaire: Alix, Gervais et Alix, Filhol.
Teil des Subcoracoscapularis: Fürbringer (1879).
Chef coracoïdien de l'obturateur interne thoracique: Sabatier.
Subcoracoideus s. Cap. coracoideum m. subcoracoscapularis: Fürbringer (1885, 1888), Gadow, Buri.
Coraco-brachialis brevis (Subcoracoideus): Beddard and Mitchell (1894), Mitchell (1895).

b) *Caput scapulare internum* (*M. subscapularis internus*):

M. decimus alam movens (e. p.): Aldrovandi.
M. octavus (e. p.): Steno.
Wahrscheinlich Troisième portion du Sous-clavier externe: Vicq d'Azyr.
Hauptteil des Unterschulterblattmuskels, des Sous-scapulaire: Wiedemann, Carus, Mayer, Sundevall, Nitzsch, Giebel, Gervais et Alix.
Unterschulterblattmuskel, Subscapularis, Sous-scapulaire (e. p.): Cuvier, Wagner, Stannius, Gurlt, Pfeiffer, Haughton, Milne-Edwards, Coues, Perrin, Oustalet, Beddard, Shufeldt, Smith, Beddard and Mitchell, Mitchell.
Innerer (größerer) Teil des Subscapularis: Meckel.
Subscapularis, Sous-scapulaire: Meckel (Spheniscus), Schöpss (Spheniscus), Reid, d'Alton, Watson, Weldon, Filhol.

Unterer (größerer) Teil des Subscapularis, untere Abteilung des Subscapularis: Schöpss, Rüdinger.
Deep portion of the Subscapularis: Owen.
Teil der Superior portion of the Subscapularis: Macalister.
Scapulare Portion des Pectoralis IV (e. p.): Magnus.
Untere Partie des Subscapularis, sowie (wahrscheinlich) vorderster Teil des Coraco-brachialis brevis: Selenka.
Innerer Teil der 1. portië van den Coraco-brachialis brevis (inkl. Subscapularis): de Man.
Faisceau scapulaire interne du sous-scapulaire, Caput scapulare internum m. subcoracoscapularis, Subscapularis internus: Alix, Fürbringer, Gadow, Buri.
Chef scapulaire (sous-scapulaire) de l'obturateur interne thoracique (e. p.): Sabatier.

c) *Caput scapulare externum* (*M. subscapularis externus*):
M. decimus alam movens (e. p.): Aldrovandi.
M. octavus (e. p.): Steno.
Wahrscheinlich Teil des Sous-clavier externe: Vicq d'Azyr.
Accessorische Fasern von der Scapula zum Subscapularis: Wiedemann.
Unterschulterblattmuskel, Subscapularis, Sous-scapulaire (e. p.): Cuvier, Carus, Mayer, Wagner, Stannius, Gurlt, Sundevall, Nitzsch, Giebel, Pfeiffer, Haughton, Milne-Edwards, Coues, Perrin, Oustalet, Beddard, Shufeldt, Smith, Beddard and Mitchell.
Aeußerer (kleinerer) Teil des Subscapularis: Meckel.
Supraspinatus oder Teres minor: Meckel (Spheniscus), Schöpss (Spheniscus).
Oberer (kleinerer) Teil des Subscapularis: Schöpss, Rüdinger.
Supraspinatus: Reid, Watson, Weldon.
Infrascapularis: d'Alton.
Superficial portion of the Subscapularis: Owen.
Inferior portion of the Subscapularis: Macalister.
Vielleicht Teil der scapularen Portion des Pectoralis IV: Magnus.
Dieselbe Portion des Scapularis: Selenka.
Aeußerer Teil der 1. portië van den Coraco-brachialis brevis (inkl. Subscapularis): de Man.
Faisceau scapulaire externe du sous-scapulaire, Caput scapulare externum m. subcoracoscapularis, Subscapularis externus: Alix, Fürbringer, Gadow, Buri.
Accessoire externe du sous-scapulaire: Gervais et Alix.

Digitized by Google

Chef scapulaire (sous-scapulaire) de l'obturateur interne thoracique (e. p.): Sabatier.
Petit rond: Filhol.

Ein mit der Hauptmasse innen am Brustgürtel liegender Muskel von wechselnder Größe und Zusammensetzung, der bei den Carinaten namentlich von der Innenfläche des Coracoids, der Membrana coraco-clavicularis und der Scapula, sowie von dem ventralen Rande und der angrenzenden Außenfläche der letzteren beginnt und an dem Tuberculum mediale des Humerus inseriert. Nach dieser Verteilung des Ursprunges kann man ein Caput coracoideum (M. subcoracoideus, *sbc*), Cap. scapulare internum (M. subscapularis internus, *sbsc.i*) und Cap. scapulare externum (M. subscapularis externus, *sbsc.e*) unterscheiden, die mitunter nicht deutlich separiert sind, mitunter aber auch noch weitere Sonderungen zeigen können (s. unten). Im weiteren Verlaufe vereinigen sich diese Köpfe stets zu einem einheitlichen Muskel, der mit einfacher Insertion endet. Bei den Ratiten bietet der Muskel ähnliche, aber einfachere Verhältnisse dar.

Der coracoidale Teil des Muskels (M. subcoracoideus) grenzt hinten mehr oder minder direkt an den M. sterno-coracoideus an; bei höherer Entfaltung des inneren Ursprunges des M. coracobrachialis posterior (z. B. bei Chunga, Opisthocomus, den Pici, cf. p. 462) kann auch dieser in direkte Beziehung zu ihm kommen. Der scapulare Teil (M. subscapularis) wird innen von den Mm. thoracici superiores umrandet, und zwar liegt er dorsal in der Nachbarschaft der Mm. rhomboides, hinten in der des M. serratus profundus, ventral in der des M. serratus superficialis anterior. Letzterer Muskel tritt bei den Carinaten in der Regel zu ihm in ein besonders direktes Verhältnis, indem er sich von hinten und unten her mit seinem Insertionsteile in ihn einschiebt und damit die äußere Abteilung (M. subscapularis externus) von der inneren (M. subscapularis internus) absondern hilft. Unter den Ratiten ist diese Beziehung bei Apteryx ebenfalls gut entwickelt, bei Struthio nur schwach angedeutet, bei Casuarius und Rhea nicht nachweisbar. Damit fehlt auch bei letzteren die Sonderung in einen Subscapularis internus und externus. Weiterhin zeigt der Ursprungsteil des M. subcoracoscapularis namentlich in seinem vorderen Bereiche sehr oft nähere Beziehungen zu dem gewöhnlich der Sehne des Anconaeus coracoideus als Ausgangspunkt dienenden Lig. sterno-coraco-scapulare internum, indem dieses häufig den coracoidalen und scapularen oder den acromialen und

scapularen Kopf sondert und nicht selten mit seiner Fascie zusammenhängt (Näheres s. sub Anconaeus coracoideus).

Im weiteren Verlaufe wird der Subcoracoideus meist von dem M. coraco-brachialis posterior, der Subscapularis von den Mm. scapulo-humerales partiell gedeckt, kreuzt vor seiner Insertion die des ersterwähnten Muskels und inseriert schließlich gleich proximal neben ihm mit gemeinsamer Sehne am Humerus.

Von den 3 Köpfen des M. subcoracoscapularis zeigt der Subscapularis externus in den meisten Fällen eine partielle Selbständigkeit; dagegen ist er bei Rhea und Casuarius gar nicht, bei Struthio, den Colymbidae, Pelecanus, den Tubinares, einzelnen Laridae, Apteryx etc. nur mangelhaft von dem Subscapularis internus gesondert. Die inneren Köpfe (Subcoracoideus und Subscapularis internus) bilden bei vielen Vögeln (Chauna, den Pelargo-Herodii, den meisten Steganopodes, Otis, Psophia, Chunga, Opisthocomus, Pterocles, vielen Psittaci, den Galbulae, Coraciidae etc.) eine mehr oder minder einheitliche Masse, während sie bei anderen (z. B. den Colymbidae, Alcidae, Anous etc.) undeutlich, bei noch anderen (z. B. den Anseres, Phoenicopterus, Eurypyga, Aramus, Grus, den Macrochires, Colius, den Todi und Caprimulgidae etc.) mehr oder minder deutlich in den coracoidalen und scapularen Faktor geschieden sind.

Dazu kommen weitere Sonderungen, indem sich bald das Caput coracoideum, bald das Cap. scapulare internum in Unterabteilungen scheiden kann. Das Caput coracoideum sondert sich in den Subcoracoideus posterior und anterior (z. B. bei Spheniscus, den Alcidae, Charadriidae, Fulicariae, Crypturus, den Galli, Columbae, einzelnen Psittaci, den Halcyoniformes, Podargus, Striges etc.), die durch einen schmäleren oder breiteren Spalt geschieden sind, durch welchen nicht selten, aber durchaus nicht immer der N. supracoracoideus durchtritt. Der Subcoracoideus posterior (Cap. coracoideum posterius) bildet die längere und in der Regel selbständigere und beständigere Abteilung. Der Subcoracoideus anterior (Cap. coracoideum anterius) ist kürzer, selten (z. B. bei Alcedo) ganz selbständig und meist dem Subscapularis internus resp. Subacromialis angeschlossen, nicht selten wird er rudimentär (bei einzelnen Fulicariae) und kann noch öfter auch ganz fehlen (z. B. bei Atrichia, den Passeres, den Macrochires, Colius, Halcyoninae und den Caprimulgidae). Bei einigen Vögeln endlich tritt das ganze Caput coracoideum beinahe (z. B. bei Chauna) oder vollkommen (z. B. Casuarius,

Digitized by Google

Nisus, Geranus) in Rückbildung. Was den scapularen Anteil anlangt, so zeigt das Caput scapulare internum meist keinen so weit gehenden Zerfall; doch hebt sich bei vielen Vögeln (z. B. bei den Charadriidae, Fulicariae, Coccyges, mehreren Passeres) der vordere, von dem Acromion (und dem dorsalen Bereiche der Clavicula) ausgehende Teil durch kräftigere Entwickelung mehr oder minder deutlich von der übrigen Partie des Subscapularis internus ab; mitunter (z. B. bei den Scolopacidae, Fulicariae, Corythaix, einzelnen Oscines) sind auch beide ziemlich gut gesondert und durch das Lig. sterno-coraco-scapulare internum voneinander getrennt; oft ist dann der vordere Teil (Subacromialis) dem Subcoracoideus anterior innig angeschlossen und tritt damit noch mehr in Gegensatz zu dem hinteren (Subcapularis internus posterior). Alle diese Variierungen, die im Detail eine außerordentliche Mannigfaltigkeit zeigen (Näheres siehe Specielle Beschreibung in den Untersuchungen etc., p. 677—689), bieten, ebenso wie die weiter unten zu erwähnenden Variierungen der Größe und des Ursprunges, Merkmale von hervorragender systematischer Bedeutung dar.

Der Ursprung der einzelnen Köpfe des M. subcoracoscapularis zeigt folgendes Verhalten:

1) Das Caput coracoideum (Subcoracoideus, *sbc*) beginnt bei den Carinaten von der Innenfläche des Coracoides und der Membrana coraco-clavicularis und nicht selten auch von dem Anfange des Sternum. Je nach seiner Entwickelung beschränkt sich der Ursprung auf den Anfang (auf das proximale $^1/_6$—$^1/_3$ bei Chauna, den Colymbidae, Ardeidae, Pandion, Plotus, Grus, Chunga etc.) oder mehr auf den mittleren Bereich (z. B. auf das 2. Viertel bei Phoenicopterus, das 3. Viertel bei Cygnus ferus, das 4. Sechstel bei Cygnus atratus, das 2.—4. Sechstel bei Todus, das mittlere Drittel bei Momotus, das 3. und 4. Fünftel bei vielen Anserinae etc. etc.) oder mehr auf den hinteren Teil des Coracoides und (resp.) der Membrana-coraco-clavicularis (z. B. auf die distale $^1/_3$ bei einzelnen Anatinae), oder er erstreckt sich über die Hauptausdehnung dieser Teile (proximale $^3/_4$—$^4/_5$ z. B. bei Tinnunculus, den Tubinares, Chroicocephalus, Aramus) bis über die ganze Länge (z. B. bei Catharista, den Alcidae, Psophia, Pterocles, den Psittaci, Galbula etc.); bei Fuligula, Pterocles und den Psittaci greift er auch auf den vorderen Rand des Sternum resp. die Spina sterni über. Bei Sonderung in einen Subcoracoideus anterior und posterior beschränkt sich der erstere in der Regel auf das proxi-

Digitized by Google

male $^1/_6$—$^1/_3$ des Coracoids; der letztere entspringt in äußerst wechselnder Lage und Ausdehnung im Gebiete der distalen $^2/_3$—$^3/_4$ und erstreckt sich auch nicht selten (z. B. bei Eudyptes [Ga., Wa.], Hemipodius, den Crypturi, vielen Galli, Didunculus, den Passeres, Alcedo, Buceros, Merops etc.) auf die Spina sterni oder ihre Nachbarschaft. Ist ein Proc. procoracoideus entwickelt, so beginnen die vorderen Bündel des Subcoracoideus meist auch in größerer oder geringerer Ausdehnung von dessen Innenfläche. Was die Verteilung auf das Coracoid und die Membrana coracoclavicularis anlangt, so entspringt der Muskel bei der Mehrzahl der Vögel von beiden zu ungefähr gleichen Anteilen; bei mehreren Familien (z. B. bei Chauna, den Colymbidae, Ciconiidae, Accipitres, den meisten Steganopodes, Grus) wiegt dagegen der coracoidale Ursprung vor, oder der Muskel beginnt ausschließlich vom Knochen, während wieder bei anderen der Hauptteil des Muskels (z. B. bei Tadorna, Fuligula, den Tubinares, vielen Charadriidae, Eurypyga, Aramus, Psophia, Fulicariae, Crypturus, den Galli, Opisthocomus, den Columbiformes, Psittaci, den meisten Passeres, Macrochires [Buri], Merops, Upupa, Todus etc.) oder der ganze Subcoracoideus (namentlich bei einzelnen Fulicariae und Psittaci) von der Membran beginnt. Man wird hierbei den Ursprung vom Coracoid als den ursprünglichen, den von der Membran als den sekundär erworbenen auffassen, somit den ausschließlich von letzterer erfolgenden zugleich durch eine Rückbildung der ursprünglichen coracoidalen Fasern erklären. Meist sind es hierbei die verstärkten Faserzüge der Membran, die als Ursprungsstellen dienen und vornehmlich dieser Funktion ihre Verdickung verdanken; bei vielen Anseres, Spheniscus, den meisten Charadriidae, Crypturus, den Galliformes und Columbiformes, vielen Pici, den Passeres und den Halcyoniformes sind sie besonders entfaltet. — Bei den Ratiten (exkl. Casuarius) entspringt der Muskel von dem lateralen $^1/_3$ (Rhea, Apteryx) resp. $^1/_2$ (Struthio) der Innenfläche des Procoracoides (resp. Proc. procoracoideus), der Membrana coracoidea und des Coracoides.

2) Das Caput scapulare internum (Subscapularis internus, *sbsc.i*) beginnt bei der Mehrzahl der Vögel von den proximalen $^2/_5$—$^3/_5$ der Innenfläche der Scapula; ein schmälerer Ursprung kommt unter anderen bei Casuarius (prox. $^1/_5$), Numida und Meleagris (prox. $^2/_7$), Sula, Spheniscus, Apteryx, den Pici (prox. $^1/_3$—$^2/_5$), ein breiterer bei Chunga, mehreren Accipitres, Carbo und Podargus (prox. $^2/_3$) sowie den Striges (prox. $^3/_4$) zur Beobachtung. Vorn erstreckt sich der Muskel gewöhnlich bis zum

Rande der Scapula (soweit nicht das Lig. sterno-coraco-scapulare internum hier entspringt) und gewinnt damit bei sehr vielen Vögeln den bereits besprochenen kräftigen Ursprung vom Acromion (Subacromialis); nicht selten auch greift er von da auf den dorsalen Teil der Clavicula über (unbedeutend bei mehreren Anseres, Spheniscus, Anous, einigen Charadriidae, den Columbiformes, Atrichia, den Halcyoninae und Eurystomus, in besserer Ausbildung bei Fuligula, Anas, Tadorna, den Coccyges, Todus und namentlich bei Hemipodius und Momotus).

3) Das Caput scapulare externum (Subscapularis externus, *sbsc. e*) entspringt, meist in beschränkterer Ausdehnung als das Cap. scapulare internum, von dem proximalen $^1/_4$—$^3/_7$ der postglenoidalen Scapula exkl. den Anfang derselben, der von dem Ursprunge des M. anconaeus scapularis eingenommen ist; eine noch geringere Ausdehnung kennzeichnet Apteryx (prox. $^1/_7$), sowie die Alcidae, Ocydromus und einzelne Phasianidae (prox. $^1/_5$), eine größere Tinnunculus und Otis (prox. $^1/_2$), sowie Aramus, Chunga, Upupa, Podargus (prox. $^4/_7$). Bei mehreren Vögeln beschränkt sich der Ursprung auf den ventralen Rand des betreffenden Abschnittes der Scapula (insbesondere bei den Ratiten, Cygnus, den Colymbidae, Rhynchaea, den Gruidae inkl. Aramus, Psophia, den meisten Rallinae, Hemipodius, vielen Galli), bei den meisten Vögeln greift er auf den ventralen Bereich der Außenfläche über, bei mehreren, z. B. den Tubinares, Spheniscus, Parra, Eurypyga, gewissen Halcyoniformes, Momotus, Podargus und den Striges) kann er sich noch weiter dorsalwärts auf der Außenfläche erstrecken.

Der Ursprung beginnt in den meisten Fällen durchweg fleischig oder vorwiegend muskulös; nur hie und da kann an dem hinteren Ende des Subcoracoideus (unter anderen besonders bei Fuligula) oder des Subscapularis externus (unter anderen bei Carbo) das Sehnengewebe überhand nehmen.

Die Köpfe vereinigen sich unter starker Konvergenz ihrer Muskelfasern zu einem kompakten Muskelbauche, welcher, mit der Kapsel mehr oder minder innig verbunden, über das Schultergelenk hinwegzieht und in einer bei allen Vögeln in der Hauptsache übereinstimmenden Weise mit kurzer und kräftiger Endsehne an dem ersten Anfange des Apex tuberculi medialis, gleich proximo-medial von dem M. coraco-brachialis posterior s. internus inseriert (Fig. 212).

Die Größe des M. subcoracoscapularis ist, entsprechend der höchst mannigfaltigen Ausbildung seiner Köpfe, einem großen

Digitized by Google

Wechsel unterworfen. Meist repräsentiert er einen mittelgroßen bis ansehnlichen Muskel; sehr klein wurde er bei Casuarius, klein bis ziemlich klein bei den Colymbidae, den meisten Steganopodes, den Gruidae, Podargus, Steatornis etc., dagegen recht ansehnlich bei den Impennes, Crypturus, vielen Galli, Pterocles und den meisten Columbae gefunden. Von den einzelnen Teilen überwiegt bald das ventrale (subcoracoidale) Element (z. B. bei den Laro-Limicolae, Crypturus, den Galliformes, Columbiformes, Psittaci, Coccyges, einigen Passeres, Macrochires, Colius, Buceros, den Todi), bald das dorsale (subscapulare, z. B. bei Chauna, den meisten Anseres, den meisten Accipitres [exkl. Tinnunculus], den Steganopodes, Tubinares, den Pici, Steatornis etc.), womit der Uebergang zu den Vögeln mit vollkommen verkümmertem Subcoracoideus (Casuarius, Nisus, Geranus)[1]) gegeben ist. Nicht selten (z. B. bei den Fulicariae, Coccyges und einigen Halcyoniformes) repräsentiert auch der vordere Abschnitt (Subcoracoideus anterior + Subacromialis) den stärksten Teil des Muskels.

Hinsichtlich der Sonderungen des Muskels vergleiche die obigen Ausführungen (p. 558 f.).

Innerviert durch den N. subcoracoscapularis, dessen für die innere Muskelmasse bestimmte Zweige (N. subcoracoideus und N. subscapularis internus) meist enger miteinander verbunden sind, während der N. subscapularis externus gewöhnlich einen mehr gesonderten Lauf zeigt. — Außerdem tritt der N. supracoracoideus in gewisse Beziehungen zu dem Subcoracoscapularis, indem er auf seinem Wege durch das Coracoid oder durch die Membran bald vor, bald hinter, bald durch den Subcoracoideus, bald auch zwischen dem vorderen und hinteren Teile desselben oder durch den ersteren oder letzteren hindurchtritt (Näheres siehe p. 340, sowie die specielle Beschreibung p. 677—689 der Untersuchungen, 1888 etc.).

Der M. subcoracoscapularis der Vögel entspricht recht genau dem gleichnamigen Muskel der Lacertilier und Rhynchocephalier (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 738 f. und 756 f.; IV, 1900, p. 435 f., 457 und 489 f.), eine Homologie, die damals von mir und später auch von Sabatier hervorgehoben wurde. Wie bei

1) Von dem von ihnen untersuchten Exemplare von Chauna geben Beddard und Mitchell an, daß er durch Ligament vertreten werde; bei Palamedea war er vorhanden (ebenso bei dem von mir untersuchten Exemplare von Chauna).

den Vögeln finden sich auch bei den genannten Reptilien ein Caput coracoideum und Cap. scapulare, welche durch die Anheftung des Lig. sterno-coracoscapulare internum (resp. auch M. sternocosto-scapularis) voneinander geschieden sind, aber weiterhin zu einem einheitlichen Muskel sich vereinigen; ebenso zeigt der scapulare Kopf bei mehreren kionokranen Lacertiliern die durch den vorderen Teil des M. serratus superficialis bedingte Sonderung in den Subscapularis internus und externus. Die accessorischen Ursprünge von der Clavicula und dem Sternum haben sich erst innerhalb der Classe der Vögel durch ein Weitergreifen des Ursprunges des sich vergrößernden Muskels ausgebildet; die Ratiten zeigen in dieser Hinsicht einfachere Verhältnisse, die aber nicht notwendig als primitivere zu beurteilen sind, sondern auch durch die sekundäre Rückbildung des Muskels bedingt sein können. — Den Cheloniern und Krokodiliern fehlt das Caput coracoideum, vermutlich infolge von Verkümmerung; dieser Reduktionsprozeß läßt sich auch bei einzelnen Vögeln mit größerer Bestimmtheit nachweisen.

Von Gebilden der menschlichen Anatomie kommt nur der M. subscapularis für die Vergleichung in Betracht; derselbe entspricht im allgemeinen dem scapularen Teile des Muskels der Vögel, während der coracoidale Abschnitt desselben keiner normalen menschlichen Bildung vergleichbar ist.

Die Zusammengehörigkeit der 3 Köpfe des Subcoracoscapularis der Vögel wurde wahrscheinlich schon von Vicq d'Azyr, sicher aber zuerst von Wiedemann und einer großen Anzahl auf diese folgender Autoren erkannt, ebenso wurde die Zugehörigkeit zu dem System des Subscapularis von der Mehrzahl dieser Untersucher mit vollkommenem Rechte behauptet; namentlich L'Herminier unter den Aelteren entschied sich mit der größten Bestimmtheit dafür.

Zahlreiche andere Autoren fanden dagegen nur in dem Cap. scapulare (internum et externum) etwas zu dem Subscapularis-System Gehöriges, während sie das Cap. coracoideum zu dem Teres minor oder Coraco-brachialis (Coraco-brachialis, C.-br. brevis, C.-br. superior) in Beziehung brachten und auch zum Teil in dem Cap. scapulare externum eine dem Subscapularis nicht vergleichbare Bildung (Supraspinatus, Infrascapularis) vermuteten. Vicq d'Azyr bezeichnete das ganze System in indifferenter Weise als Sous-clavier externe, Magnus als Pectoralis IV. Allen diesen Deutungen kann ich nicht beistimmen. Die Zugehörigkeit des

Digitized by Google

Muskels zu dem System des Subscapularis wird mir durch die Insertion, die Innervation und die ganze vergleichende Reihe der verschiedenartigen Ausbildungszustände des Muskels mit vollkommener Sicherheit bewiesen; daß derselbe noch im letzten Jahrzehnte von einigen Autoren als M. coraco-brachialis bezeichnet wurde, dürfte nur damit zu erklären sein, daß diesen Autoren die Myologie der Vögel lediglich zu speciell systematischen Zwecken diente, hinsichtlich ihrer weiteren morphologischen Bedeutung aber gleichgiltig war.

17. Anconaeus (*a*).

Der M. anconaeus s. triceps brachii der Vögel beginnt bei guter Ausbildung mit 3 wohl charakterisierten Köpfen:

A. Caput scapulare (M. anconaeus scapularis, *a. sc*),
B. Caput coracoideum (Tendo m. anconei coracoidei, M. anconaeus coracoideus, *a. cor*),
C. Caput humerale (M. anconaeus humeralis, *a. h*),

von denen die beiden ersten (A, B) vom Brustgürtel resp. dem damit verbundenen Lig. sterno-coracoscapulare internum ausgehen, der letztere (C) vom Humerus kommt. Cap. scapulare und Cap. humerale bilden den Hauptteil des Muskels und sind auch im insertiven Bereiche innig miteinander verbunden; das Cap. coracoideum repräsentiert eine reduktive und zahlreichen Vögeln ganz fehlende Bildung, welche den beiden anderen Köpfen gegenüber eine gewisse Selbständigkeit zeigt, dagegen meist zu der glatten Hautmuskulatur (Expansor secundariorum) in nähere Beziehung getreten ist.

a) Caput scapulare m. anconaei (M. anconaeus scapularis) (*a. sc*).

Teil des M. primus ulnam movens: Aldrovandi.
M. tertius: Steno.
Le grand extenseur du coude: Vicq d'Azyr.
Hinterer Flügelspanner: Merrem.
Langer äußerer Ellenbogenstrecker, Extensor longus cubiti externus: Wiedemann.
Portion scapulaire du m. extenseur de l'avant-bras: Cuvier.
Langer Streckmuskel (Strecker) des Vorderarmes, Anconaeus longus s. Extensor antibrachii longus, Long triceps extensor, Triceps longus: Tiedemann, Heusinger, Carus, Mayer, Prechtl, Gurlt, Meursinge, Nitzsch,

Digitized by Google

Giebel, Klemm, Coues, Strasser, Weldon, Beddard, Beddard and Mitchell, Mitchell.

Langer (oder Schulterblatt-)Kopf des Streckers des Vorderarmes, erster (längster) Teil des Streckers des Vorderarmes, Primum caput m. extensoris antibrachii s. tricipitis, Long head of the triceps extensor cabiti, Long head of the triceps brachii, Langer Kopf des Triceps brachii s. Extensor antibrachii, Longue portion du triceps brachial, Lang hoofd van den Triceps: Meckel, Schöpss, d'Alton, Reid, Macalister, Haughton, Milne-Edwards, Rüdinger. Selenka, de Man, Gervais et Alix, Sabatier, Beddard, Filhol, Gadow, Shufeldt, T. J. Parker.

Teil des Triceps ou Scapulo-huméro-olécranien: L'Herminier.

Teil des Triceps, des Triceps brachial, des Extensor antibrachii: Sundevall, Stannius, Weitzel, Owen, Jullien, Forbes.

Extensor brachii longus s. I, Triceps longus: Ulrich, Beddard.

Faisceau scapulo-cubital s. longue portion du triceps: Alix.

First and second head of the Triceps extensor cubiti: Watson, Smith.

Caput scapulare m. anconaei (Anconaeus scapularis): Fürbringer, Buri.

Langer Teil des Triceps cubiti s. Anconaeus (Scapulicubitalis): Gadow.

Langer Muskelkopf von sehr verschiedener Stärke, der, in der Nähe des Schultergelenkes von der Scapula entspringend, längs der Dorsalfläche des Oberarmes verläuft und im distalen Bereiche desselben sich mit dem humeralen Kopfe verbindet, um gemeinsam mit ihm am Anfange der Ulna zu inserieren.

Er wird in seinem proximalen Bereiche in der Regel von dem M. deltoides major, in einzelnen Fällen (Psittaci) auch von dem M. deltoides propatagialis direkt gedeckt und liegt in seinem distalen Abschnitte gleich unter der Haut resp. der zu derselben gehörenden metapatagialen Verdickung und glatten Hautmuskulatur; die relative Ausdehnung der von dem Deltoides und der von der Haut bedeckten Strecken zeigt entsprechend der sehr verschiedenartigen Entfaltung des M. deltoides major einen großen Wechsel. Andererseits deckt der M. anconaeus scapularis den Anconaeus humeralis, sowie die Insertionsteile der Mm. latissimi dorsi und scapulo-humeralis; zu dem M. lat. d. posterior kann er bei gewissen Vögeln sowohl proximal, wie distal in direktere oder in-

direktere Beziehung treten (vergl. auch p. 491); Aehnliches gilt für den M. scapulo-humeralis anterior, der nicht selten am Ursprunge mit ihm verbunden ist resp. von ihm entspringt (cf. p. 546), und für den M. scapulo-humeralis posterior, der haufig die ventrale (erste) scapulare Ankerung des M. anc. scapularis direkt deckt und auch mit einigen Bündeln von ihr entspringen kann (besonders gut z. B. bei Geranus), sowie oft von seiner dorsalen (zweiten) scapularen Ankerung gedeckt wird (cf. p. 550). Auch kommt ein direkter Anschluß an den Insertionsteil des M. rhomboides superficialis zur Beobachtung (z. B. bei Crypturus). Der N. axillaris tritt immer ventral von dem Cap. scapulare, zwischen ihm und dem Cap. humerale anconaei, zu seinen Muskeln etc.

Der Ursprung des Caput scapulare beginnt stets von der Scapula, und zwar von dem Hinterrande des Collum scapulae, also von dem Anfange der postglenoidalen Scapula, dehnt sich von da bei den meisten Vögeln in wechselnder Ausbreitung über die Außenfläche des Collum aus und kann sich selbst bis zum Ende der Clavicula erstrecken. Ein auf den Hinterrand des Collum scapulae resp. diesen und die angrenzenden Säume der Außen- und Innenfläche beschränkter Ursprung findet sich insbesondere bei den Struthiones, Rheae, Casuarii, Chauna, Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, den meisten Accipitres, den Steganopodes, Alcidae, Laridae, Rhynchaea, Parra, Otis, Geranus, Psophia, den Fulicariae, Hemipodius, den Columbiformes, einigen Psittaci, mehreren Passeres, den Macrochires, Bucorvus, Podargus und den Striges, ein auf das distale $^1/_5$—$^1/_2$ der Außenfläche des Collum ausgedehnter bei einzelnen Falconidae, den Tubinares, Aramus, Chunga, den meisten Charadriidae, Crypturus, einigen Galli, Pterocles, den meisten Psittaci, den Coccyges, Galbulae, mehreren Pici und Passeres, Upupa, Buceros, Steatornis und Caprimulgus, ein über die ganze Außenfläche des Collum und zum Teil auch die Basis des Acromion sich erstreckender bei den Colymbidae, Eurypyga, den meisten Galli, Opisthocomus, den meisten Pici, Atrichia, vielen Passeres, Colius, Harpactes, den Alcedinidae, Meropidae, Todi und Eurystomus. Auf das Lig. scapulo-claviculare greift der Ursprung bei Podicipes, auf die supracoracoidale und zum Teil auch acrocoracoidale Clavicula bei den Anseres und Impennes über. Bei der letztgenannten Familie (Fig. 251) erreicht der claviculare Ursprung die höchste Entfaltung und zeigt sich von dem am Hinterrande des Collum scapulae entspringenden Teile (Caput scapulare s. str.) separiert

Digitized by Google

in Gestalt eines viel größeren, von Clavicula und Spitze des Acromion ausgehenden und zum Teil den M. deltoides major deckenden oberflächlichen Kopfes (Cap. accessorium claviculare, *a. cl*), der sich erst im Bereiche der proximalen Hälfte des Oberarmes mit dem speciell scapularen verbindet[1]). Eine derartige Sonderung des Ursprunges kommt, soweit bekannt, nur den Impennes zu; dagegen wird ein zweizipfeliger Beginn der von dem Collum scapulae ausgehenden Ursprungssehne des Anconaeus scapularis häufiger beobachtet (namentlich bei den meisten Galli, vor allen bei Meleagris und den Megapodiidae, bei Buceros etc.); der innere rein sehnige Zipfel entspringt hier zumeist von dem Innensaume des Collum scapulae, der äußere sehnig-muskulöse von der Außenfläche desselben. Bei Apteryx kommt zu dem von der Scapula ausgehenden Kopfe noch ein von der oberflächlichen Fascie des M. deltoides major beginnendes accessorisches Fascikel hinzu (Fürbringer 1888, T. J. Parker 1892). — In dem selbst bei nahe verwandten Formen recht wechselnden Verhalten des Ursprunges spricht sich zur Genüge das allmähliche Uebergreifen des wachsenden Muskels aus, der, ursprünglich auf den distalen Bereich des Collum scapulae beschränkt, bei gewissen Familien sich nach und nach einen immer größer werdenden Teil der Außenfläche eroberte. Zugleich ist nicht zu verkennen, daß hier auch bei gewissen, namentlich größeren Formen ein retogressiver Bildungsgang stattgefunden, demzufolge ein früher ausgebreiteter Ursprung sich wieder auf den Hinterrand des Collum scapulae beschränkte. Alle diese Beziehungen sind für die Systematik von Bedeutung.

Was das gewebliche Verhalten des Ursprunges anlangt, so kommt ein rein sehniger Ursprung den Rheae, Casuarii, Chauna, den meisten Pelargi, Gypogeranus, den Cathartidae, den Steganopodes, Otis, Psophia, Geranus, Hemipodius, Buceros etc., also namentlich denjenigen Vögeln zu, deren Ursprung sich auf den Hinterrand des Collum beschränkt, während in dem Maße, als der Muskel auf die Außenfläche weiter greift, ein mehr fleischiger Ursprung außen überwiegt; bei einzelnen Falconidae, gewissen Tubinares (nach Fo.), vielen Pico-Passeres, Colius, Harpactes, den Alcedinidae, Meropidae, Todi, Eurystomus etc. ist der oberflächliche, muskulös entspringende Teil größer als der tiefe, sehnig be-

1) Bezüglich dieses clavicularen Kopfes der Impennes vergl. auch die genauen Darstellungen von Watson (1883) und Smith (1891).

ginnende; bei den Impennes endlich entspringt das Cap. claviculare fast rein muskulös, das Cap. scapulare vorwiegend fleischig oder fleischig-sehnig. Auch diese Verhältnisse unterstützen die Auffassung, daß der vom Hinterrande des Collum kommende sehnige Ursprung der ältere, der mehr außen und rein muskulös beginnende der später ausgebildete ist.

Bei Struthio findet sich außer dem sehnig-muskulösen Ursprungskopfe noch ein stärkerer fibröser Zug, der parallel zu dem M. anc. scapularis, zwischen diesem und dem M. anc. humeralis und in der Hauptsache ventral von dem N. axillaris verläuft, somit in seiner Lage etwas an den M. anconaeus scapularis der Saurier erinnert; doch besitzt er keine Muskelelemente.

Zu dem eigentlichen Ursprunge können noch 4 Ankerungen hinzukommen, seitliche rein sehnige Ursprungszipfel, die unter einem ziemlich großen Winkel auf den proximalen Abschnitt des Muskels treffen und sich mit seiner sehnigen Unterfläche fest verweben. Dieselben sind:

1) Ventrale scapulare Ankerung (*a. sc*^{a}) von dem ventralen Rande oder der Außenfläche der Scapula, meist im Bereiche der ersten $^{2}/_{5}$ derselben, vor oder bedeckt von dem M. scapulo-humeralis posterior, nicht selten ganz in ihn eingegraben und ihm zum Teil als Ursprungsstelle dienend, mitunter auch (so namentlich bei mehreren Charadriidae, den Gruidae, Psophia) der eigentlichen Ursprungssehne sehr genähert und mit ihr zusammenhängend; 2) dorsale scapulare Ankerung [*a. sc*^{b}, (*a. sc* + *d*)^{b}) vom dorsalen Rande oder Dorsalsaume der Außenfläche der Scapula, vor oder dorsal von dem M. scapulo-humeralis posterior, oft über ihn hinwegziehend und häufig nur ein besonderer Zipfel der dem M. anc. scapularis und M. deltoides major gemeinsamen Ankerung (cf. p. 529 f.); 3) proximale humerale Ankerung (*a. sc*^{c}) von der Streckfläche des Anfanges des Humerus und dem dorsalen Bereiche der Schultergelenkskapsel und 4) distale humerale Ankerung (*a. sc*^{d})[1]) von dem Humerus, lateral dicht neben der Insertion des M. latissimus dorsi posterior und oft auch des M. lat. d. anterior, nicht selten mit ersterer verwachsen. Dazu gesellt sich auch bei mehreren Vögeln ein von dem M. lat. posterior sich abzweigender Sehnenstreif (Anke-

1) Tendinous humeral head of the anconaeus longus, Humeral attachment, Tendinous slip to the humerus: Garrod, Forbes, Beddard.

Digitized by Google

rung), der aber hauptsächlich nach der den M. anc. humeralis deckenden Fascie verläuft (s. p. 491). — Die Ursprünge der scapularen Ankerungen sind nicht selten durch Tubercula minora an der Außenfläche der Scapula markiert. Bei höherer Entfaltung kann die ventrale scapulare und die proximale humerale Ankerung zu einem breiten, von Scapula nach Humerus erstreckten Bande verschmelzen, das fest mit dem M. anc. scapularis verbunden ist, oft auch die Sehne des M. supracoracoideus deckt und eine oberflächliche Verstärkung des Lig. scapulo-humerale laterale darstellt (so besonders bei Crypturi und Galli; s. auch p. 477). Das Auftreten dieser Ankerungen ist einem großen Wechsel unterworfen: bei den Pico-Passeres sind sie kaum oder sehr wenig entwickelt [1]); bei Pandion, den Tubinares, Galbula, Colius, Harpactes, den Todi, Steatornis scheint allein 4 vorhanden zu sein, bei Corythaix, den Alcedinidae, Upupa, Merops, Eurystomus 2 und 4, bei Phoenicopterus, den Ciconiidae, den meisten Accipitres [2]), mehreren Steganopodes, den Impennes [3]), Laridae, Psophia, Hemipodius, den Macrochires, Podargus, Striges 1 und 4, bei den Psittaci [2]) 2 und 3 (resp. 2 und 3 + 4), bei den Columbiformes 2, 3 und 4, bei den Palamedeae [2]), Colymbidae, Alcidae, Crypturus, den Galliformes 1, 3 und 4, bei Pelecanus, einigen Accipitres, Chroicocephalus (ind.?), den Charadriidae 1, 2 und 4, bei den Anseres, Sula, den Fulicariae alle 4. Weitere Komplikationen ergeben sich durch die sehr verschiedene Stärke und Breite der Ankerungen, die von einem ganz feinen Fascikel oder einer äußerst dünnen, schleierartigen Bildung bis zu einer sehr ansehnlichen Sehne alle Entwickelungsstadien darbieten können (Näheres s. in der speciellen Beschreibung der Untersuchungen etc., p. 696—707).

Meist nach kurzem oder mäßig langem Verlaufe geht die Ursprungssehne in den Muskelbauch über, der in der Tiefe anfangs noch sehnig bleibt und sich hier mit den Ankerungen

---

1) Burt spricht sie ihnen ganz ab.

2) Weitere detaillierte Angaben machten Beddard über das Verhalten der humeralen Ankerungen bei den Accipitres (1889) und Psittaci (1893), sowie Beddard und Mitchell über die höhere Ausbildung derselben bei Palamedea und die geringere resp. unterbliebene bei Chauna (1894, 1895).

3) Bei den Impennes sehr umgewandelt und in komplizierter Weise zu einem fibrösen Ringe ausgebildet, durch den die Insertionssehnen der Mm. latissimi dorsi anterior und posterior hindurchtreten (vergl. p. 491 und Fig. 251).

verbindet. Derselbe zieht längs der Streckfläche des Oberarmes distalwärts und geht in der Regel erst hinter der Mitte desselben vollständig in die Endsehne über; nur bei Rhea und Fregata unter den untersuchten Vögeln war dieselbe schon vor oder in der Mitte ausgebildet. Gewöhnlich ist der Uebergang von Muskel zu Sehne ein ganz allmählicher, derart, daß der Muskel schon ziemlich früh, bei gewissen Vögeln (namentlich bei Schwimm- und Sumpfvögeln, sowie bei Accipitres) sogar recht bald oberflächlich sehnig wird, aber noch längere Zeit in der Tiefe fleischig bleibt. Bei Struthio, Chauna, den Pelargi, Pelecanus, den Tubinares, Laridae etc. etc. ist die Insertionssehne bereits im 3. Viertel des Oberarmes vollkommen ausgebildet, bei den meisten anderen Vögeln erst im letzten Viertel.

Im distalen Bereiche des Oberarmes verbindet sich die Endsehne zugleich mit dem humeralen Kopfe des M. anconaeus und bildet nun den lateralen Abschnitt des gesamten Insertionsbereiches desselben. Sie geht hierauf über den Sulcus anconaeus lateralis des Humerus und über das Ellenbogengelenk hinweg, wobei sie nicht selten eine knorpelige oder knöcherne Sesambildung, Patella ulnaris (*p. uln*), enthält, und inseriert schließlich an der lateralen Fläche resp. an einem besonderen lateralen Höcker des Olecranon. Bei den meisten hierauf untersuchten Vögeln besitzt die Insertionsstelle, abgesehen von einer mitunter zu beobachtenden mäßigen Verdickung im Gelenkbereiche, keine besondere Bildung; bei Plotus, Carbo, Fregata, den Laridae, einzelnen Pici, Grallaria, den Todi, Caprimulgus und namentlich Podiceps und Steatornis wird diese verdickte Stelle umfangreicher und zeigt bei mikroskopischer Untersuchung im Centrum einen mehr oder minder großen Reichtum an Knorpelzellen in der faserigen Zwischensubstanz; weiterhin (bei Colymbus, Puffinus juv., gewissen Alcidae, vielen tracheophonen und oligomyoden Passeres etc.) kommt es zur Entwickelung eines deutlichen Sesamknorpels (Patella ulnaris cartilaginea); dieser beginnt im Centrum zu verknöchern (z. B. bei dem untersuchten Exemplare von Hylactes) und gelangt damit zur Bedeutung eines Sesambeines (Patella ulnaris ossea), das bei einzelnen tracheophonen Passeres und Colius klein, bei Atrichia, vielen Passeres, den Cypselidae und gewissen Arten von Merops mittelgroß und bei einigen Tubinares, gewissen Alcidae, vielen Oscines (besonders den Conirostres), den Trochilidae und vor allem bei den Impennes recht ansehnlich entfaltet ist; bei den Impennes stellt es das größere laterale (*p. uln lat*) der beiden

Sesambeine des M. anconaeus dar und artikuliert mit dem überfaserknorpelten Sulcus anconaeus lateralis humeri. — In der Ausbildung der Patella ulnaris zeigt sich dieselbe Entwickelungsreihe von bindegewebiger zu faserknorpeliger, knorpeliger und schließlich knöcherner Struktur wie bei dem Os humero-capsulare (cf. p. 527 f.).

Die Größe des Cap. scapulare m. anconaei wechselt innerhalb weiter Grenzen. Ein kleiner und schwacher Muskelkopf wird bei den Ratiten, Colymbidae, Fregata, Aramus, Buceros etc., ein recht ansehnlicher namentlich bei den kleineren Accipitres, den Impennes, mehreren Galli, Opisthocomus, den Columbiformes, Galbulae, Colius, Harpactes, Upupa und mehreren Caprimulgi gefunden. Bei den meisten Vögeln ist der Muskel mittelgroß bis ziemlich kräftig.

Innerviert durch den N. anconaeus scapularis, der, ein Zweig des N. radialis, gewöhnlich in die Mitte der Innenfläche seines Muskels tritt. Bei dem untersuchten Exemplare von Casuarius wird die Ursprungssehne durch einen R. cutaneus n. axillaris durchbohrt, während derselbe bei den anderen Vögeln ventral von dem M. anconaeus scapularis verläuft.

Das Caput scapulare m. anconei entspricht im wesentlichen der gleichnamigen Bildung der Krokodilier, unterscheidet sich aber von derjenigen der anderen Reptilien durch die abweichende Lage zu dem N. axillaris (resp. N. dorsalis scapulae).

Diese Differenz habe ich früher (Schultermuskeln, III, 1875, p. 806) durch die Annahme einer Umbildung sowohl des Nerven wie des Muskelursprunges zu erklären gesucht, habe aber bereits damals das Hypothetische dieser Spekulation hervorgehoben; beweisende Uebergangsbildungen, welche die Vorfahren der Krokodilier und Vögel gezeigt haben werden, sind uns nicht erhalten geblieben. Indessen sind mannigfache Vorkommnisse bekannt, z. B. das Verhalten des M. coraco-brachialis der Säugetiere zu dem N. musculocutaneus, des M. coraco-brachialis internus der Chelonier und Vögel zu dem N. brachialis longus inferior (cf. p. 465), des M. supinator der Säuger zu dem N. radialis, der Mm. deltoides, glutaeus maximus, sartorius zu den sie durchsetzenden oder neben ihnen verlaufenden Hautnerven etc. etc., welche in analoger und noch stringenterer Weise die relativen Lageänderungen der Muskeln resp. ihrer Ursprünge gegenüber den benachbarten Nerven dokumentieren. Damit verliert auch die Annahme einer Neubildung (resp. einer höheren Ausbildung ursprünglich vorhandener unbe-

Digitized by Google

deutender Anfänge) von dorsal von dem N. axillaris verlaufenden Muskelelementen und einer dadurch bedingten Umbildung der Ursprungssehne, sowie einer damit gleichzeitig sich vollziehenden Rückbildung der ventral vom Nerven verlaufenden Muskelfasern ihre Schwierigkeit. Auch der bei Casuarius beobachtete Befund, wo die Ursprungssehne des Muskels von einem R. cutaneus n. axillaris durchsetzt wird, dürfte in diesem Sinne zu verwerten sein, als ein Uebergangsstadium einer successiven, dorsalwärts gehenden Ausbreitung. Hinsichtlich der vergleichenden Bedeutung des bei Struthio in der Hauptsache ventral vom N. axillaris verlaufenden Sehnenzuges möchte ich dagegen eine größere Reserve beobachten.

Die weite Ausdehnung des Ursprunges des M. anconaeus scapularis auf die Außenfläche des Collum scapulae und auf die Clavicula ist eine den Vögeln specifische Erscheinung des wachsenden Muskels, steht aber nicht unvermittelt da, indem bereits bei gewissen Lacertiliern (Schultermuskeln, IV, 1900, p. 439) ein Ursprung von dem hinteren Teile der Außenfläche zur Beobachtung kam. Auch die Ankerungen finden sich zum Teil bei den Reptilien, wenn auch in minder hoher Entfaltung, wieder (Schultermuskeln, III, p. 742; IV, p. 440, 458 und 492 f.).

Die Homologie mit dem Caput longum m. anconaei des Menschen ist nicht zu verkennen.

b) Caput coracoideum m. anconaei (M. anconaeus coracoideus) (*a. cor*) nebst Expansor secundariorum (*Exp. sec*)[1].

(Fig. 211, Fig. 252—257.)

Ellenbogenbrustbeinmuskel, Sterno-ulnaris: Carus, Nitzsch, Giebel.

Tendon qui part du m. coraco-brachial et se prolonge jusqu'aux remiges principales: Milne-Edwards.

Expansor secundariorum[1]): Garrod, Oustalet, Forbes, Beddard, Shufeldt, Gadow, Newton-Gadow, Beddard and Mitchell, Mitchell.

1) Vor meinen Untersuchungen (1888) war von dem M. anconaeus coracoideus nur die Sehne bekannt (von Carus 1826 zuerst beschrieben), nicht aber der vom N. anconaeus innervierte Muskelbauch. Dafür wurde von mehreren Autoren (s. obigen Text) die Anhäufung glatter Muskelzellen am Ellenbogen mit dieser Sehne zu dem „M. expansor secundariorum" vereinigt, eine Bezeichnung, die somit keine morphologische Einheit, sondern eine rein topographische Vereinigung von ursprünglich ganz heterogenen Gebilden ausdrückt.

Lig. inférieur de l'aile (des auteurs): Oustalet.
Caput coracoideum m. anconaei, M. anconaeus coracoideus: Fürbringer.
Teil des Metapatagialis: Gadow.

Das Caput coracoideum m. anconaei wird durch eine lange und schlanke Sehne, Tendo m. anconaei coracoidei (*a. c, a. cor*) repräsentiert, welche meist von dem Lig. sterno-coracoscapulare internum beginnt und längs der Streckfläche des Oberarmes distalwärts verläuft. Sie dient hierbei der glatten Hautmuskulatur, welche namentlich im distalen Bereiche des Oberarmes sich zu einer ansehnlichen Fleischmasse für die proximalen Armschwingen, M. expansor secundariorum (*Exp. sec*), anhäuft, als Ursprungsstelle, geht aber auch bei einer Anzahl von Vögeln mit einem Teile in einen in der Regel sehr feinen, oft mikroskopischen und nicht selten in Degeneration begriffenen Muskelbauch quergestreifter Fasern, M. anconaeus coracoideus (Fig. 255—257, *M. a. c*), über, der mit feiner Sehne an dem Anfange der Ulna endet. Dieser Muskelbauch hat sich bei der Mehrzahl der Vögel vollkommen rückgebildet, die Sehne dagegen ist in der Hauptsache, wenn auch recht umgewandelt, bei sehr vielen Vögeln konserviert geblieben; sie wurde jedoch bei den Ratiten, einzelnen Ardeidae (Cancroma, Egretta, cf. Beddard 1891), einzelnen Accipitres, den Tubinares (exkl. Oceanitidae), Phaethon (Beddard), Plotus, Carbo, Fregata, Impennes, Alcidae, Rhynchops (Beddard), den meisten Psittaci, den Pici, Atrichia, den meisten Passeres, Colius, den Macrochires, Harpactes, Alcedo, Upupa, Buceros, Caprimulgidae, Podargus und den Striges vermißt.

Die Sehne liegt mit ihrem Beginne in der Brusthöhle und tritt, durch die Achselhöhle verlaufend, aus derselben heraus, wobei sie ventral von den Mm. subcoracoideus, sterno-coracoideus und coraco-brachialis posterior, sowie dem N. brachialis longus inferior, dorsal von dem M. scapulo-humeralis posterior und dem N. brachialis longus superior begrenzt wird; sie kann hierbei mit dem einen oder anderen der genannten Muskeln, in selteneren Fällen selbst mit dem M. pectoralis thoracicus (Oceanitidae [F., Fo.]), M. pectoralis abdominalis (Crypturus, Galli) und M. latissimus dorsi posterior (Crypturus) mehr oder minder fest zusammenhängen (weiteres s. unten). Zugleich wird sie durch die Insertionsteile der Mm. latissimi dorsi von dem M. anconaeus scapularis geschieden. Weiterhin verläuft sie an der Basis des Metapatagium zwischen der Haut und dem M. anc. scapularis, resp. M.

anc. humeralis längs der Streckseite des Oberarmes. Der aus ihr im distalen Bereiche desselben hervorgehende Muskelbauch hat in der Hauptsache die gleiche Lage wie die Sehne, wendet sich aber fernerhin zwischen M. anc. humeralis und Haut resp. glatter Muskulatur immer mehr medialwärts nach der medialen Fläche des Olecranon.

Der Ursprung der Sehne (Fig. 252—254) beginnt bei guter Ausbildung von der Mitte oder vor der Mitte des Lig. sterno-coraco-scapulare internum (*Lig. st. csc. i*; vergl. auch Untersuchungen etc., p. 193). Dasselbe stellt ein in der Brusthöhle, an der Innenfläche des Brustgürtels, frei ausgespanntes Band resp. eine Sehnenbrücke dar, welche sich gewöhnlich von dem inneren Vorderrande des Sternums nach der Innenfläche der sich verbindenden vorderen Enden der Scapula und des Coracoids erstreckt. Die hintere Anheftung am Sternum (*Pr. stc. St*) bevorzugt bald mehr den medialen Bereich des Vorderrandes resp. die Spina sterni interna (z. B. bei den Fulicariae, Crypturus, vielen Galli, den Columbiformes etc.), bald mehr den lateralen Bereich resp. den Vorderrand des Proc. sterno-coracoideus des Brustbeines (z. B. bei Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii, Catharista, Tinnunculus, Eurypyga, den Alcedinidae, Merops, Eurystomus), bald mehr den intermediären Bereich resp. das Labium internum sulci coracoidei sterni (z. B. bei Opisthocomus); nicht selten kann sie auch auf das Coracoid (unter anderen bei Catharista, Aramus), die Fascie des M. sterno-coracoideus (z. B. bei Chauna, den Anseres, Pelargo-Herodii, Catharista, Geranus, Psophia, Chunga, Cariama, den Cracidae, vergl. auch p. 411), den M. coracobrachialis posterior resp. seine Fascie (z. B. bei Chunga?, Opisthocomus, s. p. 461) und endlich den M. subcoracoideus posterior resp. seine Fascie (*F. m. sbc*, z. B. bei Meleagris, den Tetraonidae etc.) übergreifen. Bei Meleagris und den Tetraonidae ist hierbei jede sternale Anheftung aufgegeben; bei Crypturus ist andererseits der hintere Bereich des Ligaments völlig in die Muskelmasse des M. subcoracoideus posterior eingebettet. Die vordere Anheftung des Lig. sterno-coraco-scapulare internum findet in der Regel an der Innenfläche des vorderen Endes von Coracoid, Scapula und Symphysis coraco-scapularis statt [*Pc* + *Cor, Sc, Acrom* (+ *Cl*)], wobei sie im Detail einen außerordentlichen Wechsel zeigt. Bei den meisten Vögeln liegt ihr Schwerpunkt im scapularen, bei einer geringeren Anzahl (unter anderen bei Cygnus atratus, Crypturus etc.) im coracoidalen Bereiche; bei Opisthocomus greift

Digitized by Google

sie auf die Innenfläche des Proc. procoracoideus, bei Eurystomus (Fig. 253) auf die Clavicula über. Häufig geschieht sie auch von der die benachbarten Teile des M. subcoracoscapularis deckenden und mit ihnen verwachsenen Fascie (*F. m. sbsc*, z. B. bei den meisten Anseres, Pelargo-Herodii, Psophia, mehreren Galli [Fig. 254], den Columbiformes, Corythaix, den Halcyoninae), wobei mitunter (insbesondere bei Meleagris) die Verbindung mit dem Knochen aufgegeben sein kann. Bei Crypturus ist der proximale Bereich des Bandes in den M. subcoracoideus anterior eingeschlossen, bei den Anseres, Phoenicopterus, Ciconiidae etc. liegt er zwischen M. subcoracoideus und M. subscapularis internus, bei den meisten Limicolae und den Fulicariae zwischen M. subacromialis und M. subscapularis internus (vergl. auch p. 558). — Bei guter Entwickelung stellt das Lig. sterno-coraco-scapulare eine distinkte und nicht unkräftige Sehnenbrücke vor (z. B. bei Chauna, den meisten Pelargo-Herodii, Catharista, einigen Charadriidae, den Fulicariae, Crypturus, einzelnen Galliformes, den Halcyoninae, Merops, Eurystomus); dieselbe kann aber weiterhin, bald vorn (Pterocles), bald hinten (mehrere Anseres, einzelne Ciconiidae, Charadriidae etc.), bald an beiden Enden (Psophia, Cracidae etc.), bald in ihrer ganzen Ausdehnung (mehrere Anseres, Phoenicopterus, Laridae, Geranus etc.) sich beträchtlich verdünnen und verbreitern und dann eine mehr oder minder ausgedehnte, mit den axillaren Gefäßen und Nerven sowie den mediastinalen Eingeweiden und damit in gewissen Fällen selbst mit der Membran der Gegenseite zusammenhängende schwächere Membran (Membrana sterno-coraco-scapularis interna) darstellen; endlich kann sie am vorderen (Pterocles, Tetraonidae) oder am hinteren Ende (Phasianidae, einige Columbae, Corythaix, Cuculus, Galbula) oder an beiden resp. durchweg (Puffinus, Numida, Todi) in Rückbildung treten, in welchen Fällen die Anheftungen nicht mehr zu verfolgen sind und die Sehne des M. anconaeus coracoideus entweder direkt vom sternalen oder vom zonalen Bereiche zu beginnen scheint oder endlich einen intrathoracalen Ursprung ganz vermissen läßt (hinsichtlich der weiteren, auch systematisch nicht unbedeutsamen Details vergl. die specielle Beschreibung in den Untersuchungen, p. 712—721).

Zu diesem Hauptursprunge der Sehne des Anc. coracoideus können im Verlaufe durch die Achselhöhle seitliche Anheftungen kommen, die eine Art von Ankerungen darstellen. In erster Linie kommt hierbei der Insertionsteil des M. scapulo-

humeralis posterior (*m. sch. p*) in Betracht, mit dessen ventralem Rande resp. Innenfläche die Sehne ganz locker (z. B. bei den Anseres, Phoenicopterus, den meisten Ardeidae, vielen Charadriidae, Opisthocomus, den Coccyges) oder mäßig fest (z. B. bei Chauna, Recurvirostra) oder ziemlich fest bis recht fest (z. B. bei den Ciconiidae, Chionis, den Gruiformes, Fulicariae, Hemipodius, Crypturus, den Galli, Columbiformes, Galbulae, Halcyoninae, Merops, den Todi, Eurystomus) verbunden sein kann. Weiter steht die Sehne in Verband mit der bereits früher (p. 439 und 550) beschriebenen Sehnenbrücke, welche zwischen den Mm. scapulo-humeralis posterior, pectoralis abdominalis und pect. thoracicus ausgespannt ist (bei Crypturus, den Galli, Pterocles), ferner mit dem sehnigen Rande des Latissimus dorsi posterior (bei Crypturus), mit dem axillaren Rande des M. coraco-brachialis posterior (bei den Cracidae [Garrod]) und endlich mit dem M. pectoralis thoracicus (Oceanitidae [Fürbringer, Forbes]). — Ist hierbei das Lig. sterno-coraco-scapulare internum vollkommen in Rückbildung getreten, so werden diese ursprünglich seitlichen Anheftungen der Sehne zu ihrem Anfangspunkte. — Bei noch weiterer Rückbildung des proximalen Teiles beginnt die Sehne von der Elastik des Metapatagium (z. B. bei Oestrelata) oder sammelt sich aus dem lockeren Bindegewebe der Achselhöhle oder des Oberarmes (z. B. bei den Colymbidae, einzelnen Accipitres, Sula, Pelecanus, Platycercus, Striges?).

Die in der Regel deutlich abgegrenzte schlanke Sehne (*a. c, T. a. cor*) gewinnt niemals eine größere Dicke; am feinsten wurde sie bei den Cathartidae, Puffinus, den Laridae, Eurylaemus, Pipra, den meisten Halcyoninae, relativ am kräftigsten bei Chauna, den Ciconiidae, Gypogeranus, Geranus, Chunga, Otis, den meisten Fulicariae, Crypturus, den Galliformes und Merops gefunden.

In ihrem distalen Bereiche verbreitert sie sich meist, hierbei der ihr gänzlich heterogenen und ursprünglich fremden glatten Muskulatur des Expansor secundariorum (*Exp. sec*) eine breite Ursprungsfläche darbietend, und verliert sich dann allmählich in der Gegend des Ellenbogengelenkes in das subcutane Bindegewebe und an die glatte Muskulatur.

In dieser Weise endet sie bei den meisten Vögeln; bei gewissen Gattungen jedoch dient sie mit einer Anzahl tieferer Sehnenfasern (die sich auch als feines Sehnenfascikel separiert abspalten können, z. B. bei Phoenicopterus, den Ciconiidae) als Ausgangspunkt für den zarten, aus quergestreiften Fasern

bestehenden Muskelbauch des M. anconaeus coracoideus (*M. a. c, a. cor*), der sich in der Regel auf das distale $^1/_5$—$^2/_5$ des Oberarmes beschränkt und schließlich mit einer feinen Sehne an der medialen Seite des Anfanges der Ulna neben dem M. anc. humeralis endet. Dieser Muskel zeigt relativ die beste Ausbildung bei Pelecanus (Fig. 255) und stellt hier einen kleinen, leidlich dicken Muskelbauch dar; bei Chauna (Fig. 256), den meisten Anseres (Fig. 211 *a. cor*), Phoenicopterus, den Pelargo-Herodii (Fig. 257), Catharista, Tinnunculus, Aramus ist er fadendünn, aber makroskopisch sichtbar, bei Fuligula, Podicipes cornutus, Phalacrocorax (Embryo), Eurypyga, Eulabeornis dagegen mikroskopisch fein, bei den untersuchten Exemplaren von Ocydromus und Hemipodius endlich besteht das mikroskopische Gebilde nur aus einigen (4—10) degenerierten Fasern.

Aus den obigen Zusammenstellungen wird die systematische Bedeutung der Sehne und des Muskels deutlich, eine Bedeutung, die auch von Garrod, Forbes und Beddard, obschon ihnen das fragliche Gebilde nicht vollständig bekannt war, mit Recht hervorgehoben wurde. Die gute Ausbildung läßt ein primitiveres Stadium erkennen, die partielle oder vollkommene Rückbildung findet sich meist bei den höher und differenter entwickelten Gattungen.

Innerviert durch den N. anconaeus coracoideus, der sich als ein äußerst feiner Faden meist erst jenseits der Mitte des Oberarmes von einem N. anc. humeralis ablöst und danach zu dem quergestreiften M. anc. coracoideus tritt. — Der Expansor secundariorum wird von dem N. cutaneus brachii superior versorgt.

Das Caput coracoideum m. anconaei der Vögel entspricht der gleichnamigen Bildung der kionokranen Lacertilier und Rhynchocephalier (cf. Schultermuskeln, III, 1875, p. 743; IV, 1900, p. 441 f. und 493) und hat auch einige, jedoch viel weniger direkte Beziehungen zu dem ventralen Teile des Cap. coraco-scapulare der Krokodilier (Schultermuskeln, III, p. 803 und 804; IV, p. 516). Namentlich bei gewissen Lacertiliern (vergl. insbesondere die eingehende Darstellung in Schultermuskeln, IV, p. 441, 442) ist die Uebereinstimmung auch hinsichtlich des Lig. sterno-coraco-scapulare internum eine sehr weitgehende; doch fehlt der dort vorhandene M. sterno-costo-scapularis den Vögeln. Bei den Lacertiliern und bei Sphenodon beginnt das Cap. coracoideum stets mit langer und schlanker Sehne, geht aber in der Regel noch vor der Mitte des Oberarmes entweder in einen Muskelbauch über, der

sich früher oder später mit dem Cap. scapulare m. anconaei verbindet, oder vereinigt sich direkt mit letzterem. Daß es sich bei einer so langen und schlanken Sehne bereits um eine begonnene Rückbildung des Muskelteiles handelt, dürfte mit gutem Grunde anzunehmen sein. Bei den Vögeln ist diese Reduktion noch weiter gegangen; die meist recht feine Sehne verbindet sich bei den am mindesten reduzierten Formen derselben erst im distalen Bereiche des Oberarmes mit dem feinen Muskelbauche, und dieser ist sogar bei der Mehrzahl der Vögel gänzlich in Reduktion getreten. Damit gehen mannigfache Umbildungen und Rückbildungen des Lig. sterno-coraco-scapulare internum, sekundäre Ausbildungen neuer Ankerungen und Ursprünge, Verbindungen mit der glatten Muskulatur, speciell der die Armschwingen bewegenden glatten Muskulatur Hand in Hand (Expansor secundariorum), wodurch die Sehne, obschon die Beziehungen zu dem M. anc. coracoideus nicht mehr existieren, doch konserviert bleiben kann. Schließlich aber tritt auch sie völlig in Rückbildung.

Der menschlichen Anatomie fehlen normalerweise Gebilde, welche mit dem Cap. coracoideum homologisiert werden können. Doch finden sich hier Varietäten, welche, cum grano salis, eine Vergleichung mit diesem Muskelkopfe gestatten.

c) Caput humerale m. anconaei (M. anconaeus humeralis) (*a. h*)[1].

(Taf. XIX u. XX, Taf. XXII, Fig. 258—262.)

Teil des M. primus alam movens: Aldrovandi.
M. secundus: Steno (?).
Le petit (l'autre) extenseur du coude: Vicq d'Azyr.
Vorderer Flügelspanner: Merrem.
Langer innerer Ellenbogenstrecker, Extensor cubiti internus: Wiedemann.
Portion humérale du m. extenseur de l'avant-bras und — Anconé: Cuvier.
Kürzerer Ellenbogenmuskel (Strecker des Vorderarmes), Anconaeus (Extensor antibrachii) brevis, Short triceps extensor, Triceps brevis — und Kleinster Strecker des Vorderarmes, Anconaeus quartus: Tiedemann, Carus, Heusinger, Prechtl, Meursinge, Nitzsch, Giebel, Klemm, Coues, Strasser, Gruber.

---

1) Der Strich (—) in der Namenvergleichung trennt die von verschiedenen Autoren (mit Unrecht) geschiedenen beiden Teile des Anconaeus humeralis.

Digitized by Google

Anconaeus internus, innerer (kürzerer) Kopf des Streckers des Vorderarmes — und Kleinster Kopf des Streckers des Vorderarmes: Meckel, Gurlt, Macalister.

Anconaeus internus — und (vielleicht) Anconaeus externus: Mayer.

Second and third head of the triceps extensor cubiti — und Anconaeus: Reid.

Teil des Triceps s. Extensor antibrachii, des Triceps brachial, des Streckers des Vorderarmes: Sundevall, Stannius, Weitzel, Owen, Haughton, Jullien, Weldon.

Kurzer Kopf des Anconaeus s. Triceps brachii, Kort hoofd van den Triceps, Short head of the triceps: Rüdinger, de Man, T. J. Parker.

Kürzerer Kopf des Triceps — und accessorische und verstärkende Fasern zur Sehne des Triceps: Selenka.

Portion interne du triceps brachial, Internal head of the triceps — und P. externe du triceps brachial, External head of the triceps: Milne-Edwards. Shufeldt.

Vaste interne — und (wenigstens zum größeren Teile) Vaste externe: Alix, Gervais et Alix, Sabatier, Filhol.

Extensor brachii brevis s. II: Ulrich.

Third and fourth head of the triceps extensor cubiti: Watson, Smith.

Triceps: Beddard, Beddard and Mitchell.

Caput humerale m. anconaei (M. anconaeus humeralis): Fürbringer, Buri.

Teil des Triceps cubiti s. anconaeus (Humero-cubitalis): Gadow.

Two humeral heads of the triceps: Smith.

Der M. anconaeus humeralis repräsentiert den kürzeren Kopf des M. anconaeus, der von der Dorsalfläche des Humerus ausgeht, im distalen Bereiche desselben sich früher oder später mit dem M. anc. scapularis verbindet und gemeinsam mit ihm am Olecranon inseriert.

Er ist der tiefste dorsale Muskel am Oberarm und wird hauptsächlich vom M. anc. scapularis, mitunter auch zum Teil von dem coracoidalen Kopfe des M. anconaeus gedeckt. Sein proximaler Anfang schließt sich bei der Mehrzahl der Vögel direkt an die Insertionen der Mm. scapulo-humerales an oder folgt nach kurzer Distanz auf dieselben (vergl. p. 546 und 550); durch Eingreifen dieser Insertionen wird zugleich in der Regel eine Sonderung des Anfanges seines Ursprunges in Köpfe bedingt, wobei dem kleinen M. scapulo-humeralis anterior die Hauptrolle zufällt. Erst

Digitized by Google

bei hochgradiger Rückbildung des M. scapulo-humeralis und M. anconaeus humeralis (namentlich bei den Ratiten) entfernen sich beide Muskeln weiter voneinander. Der M. anc. humeralis liegt in der Regel zugleich medial von den Insertionen der Mm. deltoides major und latissimi dorsi, in sehr wechselnder Weise an dieselben bald dichter angeschlossen, bald durch einen mehr oder minder breiten Spalt von ihnen getrennt (des näheren vergl. p. 482 f. und 490); bei einzelnen Vögeln kann mit der Ausbildung besonderer Ursprungsköpfe (Cap. laterale und Cap. postico-laterale) die Insertion des M. latissimus anterior oder posterior in die Muskelmasse des M. anc. hum. zu liegen kommen (s. unten). Ausnahmsweise wird der Muskelkopf auch von dem disto-dorsalen Rande des M. deltoides minor gedeckt (z. B. bei Crypturus). Im weiteren Verlaufe gewinnt er resp. die ihn deckende Fascie auch Beziehungen zu dem von dem M. lat. delt. posterior abgegebenen Sehnenstreifen (Ankerung, cf. p. 491). Der N. radialis verläuft zwischen ihm und M. anc. scapularis.

Der Ursprung beginnt muskulös oder vorwiegend fleischig von der Hauptausdehnung der Dorsalfläche des Humerus, mit Ausnahme des proximalen und distalen Endbereiches desselben, und ist entsprechend der Form des Humerus meist am Anfange etwas breiter als am Ende. Dieses Schlankerwerden distalwärts ist bei gewissen Gruppen (insbesondere den Anseres und Colymbidae) recht ausgeprägt; bei anderen hingegen gewinnt der Ursprung im distalen Bereiche des Humerus wieder eine neue Verbreiterung, die nicht selten (z. B. bei den Galli, Opisthocomus, Buceros, Macrochires u. a.) als ein besonderer, lateral vorspringender Ursprungszipfel (Caput breve) imponiert. Bei reduziertem Muskel nimmt die Verkümmerung hauptsächlich am proximalen Ende ihren Ausgangspunkt; der Muskelkopf fängt dann schmal an und gewinnt erst im weiteren Verlaufe eine etwas größere Breite (Ratiten).

Von besonderem Interesse ist das Verhalten des Ursprunges im proximalen Bereiche. Bei der Mehrzahl der Vögel beginnt derselbe mit 2 Köpfen, Cap. posticum und Cap. mediale, welche meist durch die zwischen sie einragende Insertion des M. scapulo-humeralis anterior getrennt sind, aber auch nicht selten (besonders bei Laridae, Charadriidae, einigen Galli etc.) eine Sonderung über den Bereich dieser Insertion hinaus zeigen, so daß hier eine gewisse Entfernung zwischen beiden Muskeln existiert. Andererseits fällt mit der weitergehenden Rückbildung resp. Retraktion des

Digitized by Google

M. scapulo-humeralis anterior das die Sonderung bedingende Moment weg, und der Muskel beginnt breit und einheitlich (z. B. bei Hemipodius, Opisthocomus, den Bucerotidae, Striges etc.). Im übrigen zeigt die Sonderung beider Köpfe von einer recht tief gehenden (namentlich bei den Colymbidae, Laridae, den meisten Charadriidae, Crypturus, den Galli, den Coccyges, Galbulae, Pico-Passeres, Colii, Alcedinidae, Upupidae, Todi) bis zu einer wenig ausgesprochenen Trennung (z. B. bei vielen Accipitres, Carbo, Pelecanus, Eurypyga, den meisten Fulicariae, den Columbiformes, Bucerotidae, Podargus) alle möglichen Uebergänge (vergl. die specielle Beschreibung in den Untersuchungen etc., p. 725—733). Das Caput humerale posticum (*p*)[1]) liegt bei guter Ausbildung zwischen M. scapulo-humeralis anterior und den Mm. latissimi dorsi und beginnt von dem Anfange der Streckfläche, distal von der Gelenkkapsel, sowie lateral von dem Crus laterale des Tuberculum mediale und von der Fossa pneumo-anconaea, von derselben meist durch den M. scapulo-humeralis anterior getrennt. Minder häufig nahezu oder ebenso groß wie das Cap. mediale (z. B. bei mehreren Anseres, den Alcidae, Crypturus, Galli), beträgt es bei der Mehrzahl der Vögel nur $^1/_8$ bis $^3/_4$ der Größe desselben, kann aber bei einzelnen noch schwächer werden (z. B. $^1/_4$ bei Pelecanus, den meisten Fulicariae, bei einigen Passeres, $^1/_5$ bei Eurypyga, $^1/_7$ bei Eulabeornis, noch unbedeutender bei Chauna, Botaurus, Nycticorax, Pelecanus etc.), wobei es sich zugleich beträchtlich verkürzt, distal von der Insertion des M. scapulo-humeralis anterior liegt und minder deutlich von dem Cap. mediale separiert ist. Bei einigen Vögeln endlich (namentlich bei Phoenicopterus, den Ciconiidae, Ardea, Herodias, Fregata, Aramus, Geranus, Psophia, Colius [Buri]) kann es in seinem proximalen Bereiche ganz in Rückbildung treten; der M. anc. humeralis entspringt dann nur einfach mit einem Caput mediale. Der Wechsel dieser Beziehungen selbst innerhalb der Familien ist groß, doch mit der nötigen Vorsicht gut für die Systematik zu verwerten; von Interesse sind unter anderem die nahen Beziehungen, welche einerseits die Pelargo-Herodii, sowie Aramus, Geranus, Psophia, andererseits die Striges und Podargus darbieten (weiteres s. in

1) Bei den Psittaci bald vorhanden, bald fehlend (vergl. Beddard und Parsons, 1893). Beide Autoren nennen diesen Teil „Lower head of the Anconaeus" und knüpfen an sein Verhalten systematische Folgerungen.

Digitized by Google

der speciellen Beschreibung der Untersuchungen etc.). Das Cap. humerale mediale (*m*) grenzt medial an den M. scapulo-humeralis anterior an und beginnt in der Regel gleich unterhalb der Insertion des M. scapulo-humeralis posterior, dieselbe oft halbmondförmig umfassend, von dem medialen Bereiche der Dorsalfläche des Humerus und von dem distalen Abschnitte der Fossa pneumo-anconaea; es ist meist größer als der hintere Kopf und tritt bei den Carinaten nie ganz in Rückbildung. Je nachdem die Insertion des M. scapulo-humeralis posterior mehr oder minder tief in seine Masse eingreift resp. von ihr umfaßt wird, kommt es zur Ausbildung zweier Zipfel, eines intermediären (*mi*), der dem Cap. posticum benachbart ist, und eines medialen (*mm*), der den medialen Saum der humeralen Dorsalfläche (inkl. Crista medialis) einnimmt; beide sind nicht selten recht gesondert (z. B. bei Catharista, den Ciconiidae, den Laridae, vielen Charadriidae, Talegalla, den Cracidae, Macrochires), obschon nur ausnahmsweise (z. B. bei Parra) so tief wie das Cap. posticum von dem Cap. mediale, bei der Mehrzahl der Vögel dagegen weniger geschieden, bei anderen endlich (z. B. Plotus, Sula, Fregata, den Impennes, Psophia, Atrichia, Buceros, den Todi) kaum getrennt. Meist ist der intermediäre Zipfel breiter und oft auch erheblich stärker als der mediale, minder oft ihm gleich oder nahezu gleich (z. B. bei einigen Charadriidae, einzelnen Galli, den Columbiformes, Macrochires, Alcedinidae, Eurystomus etc.) oder selbst ein wenig größer als er (Steatornis).

Zu diesen Köpfen gesellt sich bei einzelnen Vögeln noch ein kleiner lateraler Kopf, der, im wesentlichen eine Differenzierung des distal von der Insertion des M. latissimus dorsi gelegenen lateralen Randteiles des M. anconaeus humeralis (Cap. posticum) darstellend, lateral von der Insertion des M. latissimus am Humerus proximalwärts weiter gegriffen hat. Derselbe tritt in zwei verschiedenen Erscheinungen auf, als Caput laterale (*l*), das medial von der Insertion des M. latissimus anterior begrenzt und durch dieselbe von dem Cap. posticum geschieden wird (bei Gallophasis, Ceriornis, Meleagris [Fig. 261], den untersuchten Tetraonidae, vergl. auch p. 483 und 491), oder als Caput posticolaterale, das medial von der Insertion des M. lat. anterior, aber lateral von der des M. lat. posterior sich erstreckt (bei Chunga, cf. p. 491)[1]).

1) Auch bei Cypselidae angedeutet (Burt).

Digitized by Google

Sehr bald sammeln sich die proximalen Köpfe zu einem einheitlichen, aber verschiedenfaserigen Muskelbauch, der sich fortgesetzt durch neue, von dem Humerusschafte entspringende Bündel verstärkt und am medialen Rande zuerst in die Insertionssehne übergeht, während sein lateraler, an den M. anc. scapularis angrenzender und weiter unten mit ihm sich verbindender Teil fast bis zum Ende des Oberarmes muskulös bleibt. Die mediale Sehne beginnt bei zahlreichen Sumpf- und Schwimmvögeln schon in der Mitte des Oberarmes, mitunter noch früher sich auszubilden, verstärkt sich successive nach unten zu, wobei sie nicht selten in der Gegend des Sulcus anconaeus medialis humeri und des Ellenbogengelenkes eine Verdickung zeigt, welche bei einigen Vögeln (Impennes, gewissen Alcidae [Giebel, Owen]) sich zu einem förmlichen Sesamknorpel oder Sesambein (Patella ulnaris cartilaginea aut ossea medialis, *p. uln*) ausbildet und bei den Impennes auch mit dem überknorpelten Sulcus anconaeus humeri artikuliert, und endet schließlich am Anfange des Olecranon. Die lateralen Muskelmassen bleiben meist bis zum Ende des Oberarmes fleischig, bilden das Verbindungsglied zwischen der medialen Sehne des Anc. humeralis und der laternlen des Anc. scapularis und inserieren auch demgemäß mit und zwischen beiden am proximalen und lateralen Bereiche des Anfanges der Ulna; einige Fasern stehen auch zu der Ellenbogengelenkkapsel in engerem Verbande.

Der Endteil des ganzen M. anconaeus (scapularis + humeralis) setzt sich somit aus einer lateralen und medialen sehnigen Randpartie und einer beide verbindenden mittleren Fleischpartie zusammen; eine genaue Scheidung aller drei ist aber auch künstlich kaum möglich.

Die Größe des Cap. humerale zeigt denselben Wechsel wie die des Cap. scapulare. Das Extrem eines kleinen bis recht schwachen Muskels wird durch die meisten Ratiten [1]), Chauna, Phoenicopterus, die Impennes etc., das eines ganz ansehnlichen Gebildes durch Crypturus, die Galliformes, Columbiformes, Psittaci, einige Passeres, Macrochires, Harpactes, Alcedinidae etc. vertreten. Der Mehrzahl der Vögel kommen Mittelwerte zu. Namentlich bei den longi-humeralen Formen stellt der Anc. humeralis einen recht schlanken Muskel dar.

---

1) Bei Apteryx z. B. nur von den distalen $^3/_5$ des Humerus kommend (T. J. Parker).

Innerviert durch die Nn. anconaei humerales, die meist in Zweizahl, nicht selten auch in Mehrzahl in die Oberfläche des Muskels eintreten (cf. p. 339 f.). Eine gesonderte Versorgung der einzelnen Köpfe ist nicht nachweisbar.

Das Caput humerale m. anconaei ist dem humeralen Kopfe der Lacertilier und Rhynchocephalier (Schultermuskeln, III, 1875, p. 744 f.; IV, 1900, p. 443, 458, 493 f.) und der Krokodilier (III, p. 804 f.; IV, p. 516 f.) vergleichbar. Namentlich bei letzteren können ebenfalls ein Cap. humerale laterale, Cap. hum. posticum und Cap. hum. mediale, im ganzen von der gleichen Lage und Anordnung, nachgewiesen werden; dieselben finden sich aber hier in einer relativ viel größeren Selbständigkeit als bei den Vögeln. Eine gewisse Differenz bietet das Cap. laterale dar, das bei den Reptilien wohl entwickelt, bei der Mehrzahl der Vögel dagegen nicht zur Ausbildung gelangt ist und bei den wenigen Gattungen, wo es zur Beobachtung kommt, unverkennbar das Merkmal einer sekundären Differenzierung darbietet. Cap. posticum und mediale zeigen dagegen bei den Vögeln eine Entfaltung, welche der bei den Krokodiliern mindestens gleichkommt, die bei den anderen Reptilien aber bei weitem übertrifft.

Eine ganz allgemeine Vergleichung mit dem menschlichen M. anconaeus externus (brevis) und internus ist zulässig, eine speciellere Homologisierung jedoch wegen der abweichenden Lage zu dem M. latissimus dorsi (welche die gesamte menschliche Bildung als M. anconaeus humeralis lateralis beurteilen läßt) nicht erlaubt.

Zusammenstellung der Aberrationen der Schultermuskeln der Vögel.

Die im Vorhergehenden beschriebenen Aberrationen der Mm. cucullaris, serratus superficialis, pectoralis, biceps, latissimus dorsi und deltoides verteilen sich vornehmlich:

A. auf das Propatagium,

B. auf das Metapatagium und

C. auf die Haut und Fascie der Schulter, der Brust und des Rückens, soweit dieselben nicht zu den beiden erstgenannten Kategorien gehören.

A. Die in das Propatagium eingehenden Aberrationen werden gebildet von M. cucullaris (Cucullaris propatagialis,

Digitized by Google

cf. p. 367 f.), M. pectoralis (Pectoralis propatagialis, cf. p. 429 f.), M. biceps (Biceps propatagialis, cf. p. 473 f.) und M. deltoides (Deltoides propatagialis, cf. p. 505 f.). Bei guter Entfaltung verbinden sich dieselben mit dem Bindegewebe des Propatagium, das hierdurch zu dem Range einer gemeinschaftlichen Sehne (Tendo propatagialis s. Propatagialis, cf. p. 515 f.) für die genannten Muskelköpfe erhoben wird. Die gesamte Bildung kann Propatagialis s. l. benannt werden; wie beschrieben, ist sie gewöhnlich in 2 Endsehnen (Propatagialis longus und brevis) mehr oder minder deutlich gesondert.

Von diesen Köpfen fällt der Löwenanteil dem Deltoides, danach dem Pectoralis zu; Cucullaris propatagialis und endlich Biceps propatagialis sind accessorische und wenig regelmäßige Gebilde. Der durch den Cucullaris propatagialis vertretene Zipfel des Kopfteiles des M. cucullaris reicht bei erst beginnender (resp. rudimentärer) Ausbildung nicht bis zum Propatagialis, sondern endet bereits an der Fascie und Haut des Schulterbeginnes, wobei er zu den Anfängen der Schulterflur und des Rumpfteiles der Unterflur direkte Beziehungen darbieten kann.

B. Die mit dem Metapatagium in Konnex stehenden Aberrationsgebilde gehören zu M. cucullaris (Cucullaris metapatagialis, cf. p. 366), M. serratus superficialis (Serratus metapatagialis, cf. p. 398 f.), M. pectoralis thoracicus (Pectoralis thoracicus metapatagialis, cf. p. 426), M. pectoralis abdominalis (Pectoralis abdominalis metapatagialis, cf. p. 440) und M. latissimus dorsi (Latissimus metapatagialis, cf. p. 496 f. und 500 f.). Dieselben vereinigen sich mit dem Bindegewebe des Metapatagium, das ihnen in ähnlicher Weise wie bei den vorhergehenden Gebilden des Propatagium als Endsehne (Tendo metapatagialis s. Metapatagialis) dient, und wirken durch diese Vermittelung, die noch durch den Zug der Sehne des M. anconaeus coracoideus (cf. p. 571 f.) verstärkt wird, auch indirekt auf die Armschwingen. Der ganze Komplex von Muskel- und Sehnengebilden möge danach als Metapatagialis s. l. bezeichnet werden. Doch ist diese Beziehung der betreffenden Muskulatur keineswegs die ausschließliche; erhebliche Anteile derselben gehen direkt an die Haut der Achselgegend und stehen damit zu der Schulterflur in direktem Konnexe.

Von den hierher gehörigen Muskelgebilden kommt den Mm. serratus und latissimus metapatagialis, sowohl als Teil des Metapatagialis, als auch als nach der Schulterflur gehende Aberration,

Digitized by Google

die Hauptbedeutung zu; die 3 anderen bilden unbedeutende Muskelzipfel, die vom Cucullaris dorso-cutaneus, sowie Pectoralis thoracicus und abdominalis zur Achselhaut und Schulterflur streben.

C. Außer den zum Propatagium und Metapatagium gehenden Gebilden verläuft noch eine Anzahl von meist ziemlich schwachen Muskelzügen und Aberrationen im subcutanen Bereiche des Halses, des Rückens, des Bauches und der Brust, endet teils an der Fascie, teils an der Haut und tritt auch zum Teil mit der Spinalflur, Schulterflur und Unterflur, sowie den ihnen benachbarten Rainen in Konnex. Die Verbindungen mit den Pterylen bilden nach Ausdehnung nicht den Hauptbereich dieser Muskelinsertionen, sie gewinnen aber durch ihre funktionelle Bedeutung für die Bewegung der die Fluren zusammensetzenden größeren Federn ein erhöhtes Interesse. Die hierher gehörenden muskulösen Züge und Zipfel werden durch folgende repräsentiert: Cucullaris dorso-cutaneus (cf. p 365 f.) zum dorsalen Bereiche des Halsendes und Rückenanfanges (Fascie und Haut inkl. Spinalflur); Cucullaris omo-cutaneus (cf. p. 370) zur dorsalen Brust- und zur Schulterfascie (nebst zugehörender Haut und Anfang des Rumpfteiles der Unterflur und zum Teil auch des Anfanges der Schulterflur); Serratus dorso-cutaneus (cf. p. 402) zur Fascie und Haut, welche den proximalen Teil der Scapula deckt; Latissimus dorso-cutaneus (cf. p. 497 f. und 502) zur dorsalen Fascie und Haut des Rückens, zum Teil auch zur Spinalflur; Latissimus omo-cutaneus (cf. p. 500) zur Fascie und Haut über dem Anfange der Scapula, sowie zum Teil zum Beginne der Schulterflur; Cucullaris pectori-cutaneus (p. 370) zur Haut der Brust; Pectoralis abdominalis (cf. p. 434 f.) zur Haut im lateralen Bereiche des Bauches, der unteren Extremität und der Brust, zum Teil auch an den lateralen Rand des Rumpfteiles der Unterflur oder an die Gegend lateral von derselben resp. an ihren Seitenast.

Somit gruppieren sich die genannten Gebilde:

1) auf die Spinalflur und ihre Nachbarschaft: Cucullaris dorso-cutaneus, Latissimus dorso-cutaneus;
2) auf die Schulterflur und ihre Nachbarschaft: Cucullaris metapatagialis, Serratus dorso-(omo-)cutaneus von Apteryx, Serratus metapatagialis, Pectoralis thoracicus metapatagialis, Pectoralis abdominalis metapatagialis, Latissimus omo-cutaneus und Latissimus metapatagialis;

Digitized by Google

3) auf die Unterflur und ihre Nachbarschaft: Cucullaris omo-cutaneus, Cucullaris pectori-cutaneus, Cucullaris propatagialis (e. p.) und Pectoralis abdominalis [1]).

Nachtrag.

Während des Druckes dieses Teiles erschien die auf die Entwickelung des Brustschulterapparates der Vögel (p. 299 f.) bezügliche Abhandlung:

Kulczycki, Wl., Zur Entwickelungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln, mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines (Gallus, Columba, Anas). Anatom. Anz., Bd. 19, p. 577 bis 590, Jena 1901.

Verf. hat die ontogenetische Entwickelung des Schultergürtels, insbesondere der Clavicula (nebst Proc. interclavicularis) bei den 3 genannten Vögeln untersucht. Der Schultergürtel entsteht aus einheitlicher Anlage, von welcher die Clavicula sich am frühesten differenziert und verknöchert, während die Coracoscapular-Platte, übereinstimmend mit den Angaben der meisten Autoren und entgegen denjenigen von Lindsay, ein ununterbrochenes Knorpelstück bildet, das erst mit der später eintretenden Verknöcherung sich in Scapula und Coracoid sondert. Die beiden Clavikeln entwickeln sich bei den von Kulczycki untersuchten Vögeln als rein dermale Knochen ohne knorpelige Präformation und treten nach dem Ventralschluß der Rumpfanlage am hinteren Ende miteinander in Berührung mit nachfolgendem Verband (Ausbildung der Furcula); von dieser Stelle aus setzt sich die knöcherne Anlage in den Proc. interclavicularis fort, der weiter nach hinten in das Sternum und Furcula verbindende Band (Lig. cristo-claviculare) übergeht. Eine separate Anlage des Proc. interclavicularis, sei es als Knorpel-, sei es als Knochenkern, konnte von Kulczycki nicht beobachtet werden. Verf. tritt mit diesen jede Knorpelbeteiligung bei der Clavicula-Entwickelung ausschließenden Resultaten den Angaben von Gegenbaur, W. K. Parker, Hoffmann, Sabatier, Lindsay und mir [2])

---

1) Des genaueren sei hinsichtlich aller dieser Gebilde auf die in den Untersuchungen, 1888, etc. gegebenen eingehenderen Beschreibungen und die Tabellen XXVIII—XL derselben verwiesen.

2) Verf. citiert mich übrigens nicht richtig. Er führt — wohl infolge eines Schreib- oder Druckfehlers — an, daß nach meinen Angaben (Untersuchungen etc., 1888) die Clavicula als Deckknochen aus einem Knorpelstreif, der sich vom Vorderende des primären Brustgürtels ablöst etc., sich entwickele. Ich habe angegeben

gegenüber und schließt sich damit im allgemeinen Götte an, differiert aber auch von diesem, indem er die Anlage der Clavicula nicht rinnenförmig, sondern plattenförmig findet. — Diese einen sorgfältigen Eindruck machenden Untersuchungen legen aufs neue eine auf viele Familien ausgedehnte ontogenetische Untersuchung, namentlich auch zur Kontrolle der Angaben W. K. Parker's (vergl. meine Untersuchungen zur Morph. u. Syst. der Vögel, 1888, p. 75, 76), nahe.

---

§ 20.

Genealogische und systematische Bemerkungen.

Die ungemein ausdrucksvolle und für die verschiedenen Abteilungen der Vögel sehr charakteristische Züge darbietende Konfiguration des Brustschulterapparates und namentlich der Schultermuskulatur hatte mir in den Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, an die Hand gegeben, diese Merkmale in systematischer Hinsicht genauer durchzuarbeiten und zu taxononischen und genealogischen Schlüssen zu verwerten. Ich fügte somit den verschiedenen, bisher für die Vogelsystematik benutzten Merkmalen [1]) eine weitere besonders dankbare Gruppe von Charakteren [2]) hinzu, beschränkte mich aber nicht darauf, sondern versuchte, unter kritischer Verwertung aller bemerkenswerteren, bisher für die Systematik der Vögel einzeln verwendeten Züge — künstliche Systeme, Bestimmungs-Systeme — ein Vogelsystem aufzustellen, das zugleich möglichst vielen, nach ihrer

---

(a. a. O., p. 74), daß sie sich als Deckknochen auf einem vom Vorderende des primären Brustgürtels ausgehenden kleinen Knorpelstreif etc. entwickele.

1) Hinsichtlich des Näheren betreffend die in der Systematik bisher benutzten äußeren, oologischen und inneren Merkmale der Vögel, sowie deren Lebensweise, Ontogenese, paläontologische und geographische Verbreitung vergl. Untersuchungen etc., p. 998—1119.

2) Einzelne Muskeln der Schulter und des Flügels waren schon seit Nitzsch und Sundevall von verschiedenen Autoren (Jäger, Reinhardt, Ulrich, Haswell, Weldon, Beddard u. A., namentlich aber Garrod und Forbes) vor mir zu systematischen Zwecken benutzt worden (Untersuchungen etc., p. 1056—1064); eine zusammenhängende, genealogischen Zwecken dienende Darstellung dieses Gebietes wurde aber vor 1888 vermißt.

genealogischen Bedeutung gesichteten Merkmalen Rechnung trug und damit wenigstens das Streben nach dem natürlichen Systeme zum Ausdruck bringen sollte (Untersuchungen etc., 1888, p. 996 bis 1591). Hierbei zeigte mir die genauere Durcharbeitung unseres Wissensschatzes, wie lückenhaft und ungenügend trotz großer Arbeit der vorausgegangenen Untersucher unsere Kenntnisse und Erkenntnisse noch sind; viele dankenswerte Erfolge versprechende Gebiete waren noch nicht einmal berührt. Auf so unvollkommenen Grundlagen konnte es sich daher zunächst nur um den Versuch eines natürlichen, genealogischen Systemes handeln, als welchen ich es auch bezeichnete (a. a O. p. 1536) und damit zugleich dem Wunsche und der Hoffnung Ausdruck gab, daß die treue Arbeit kommender Untersucher zur Reife bringen möge, was hier nur in der Anlage gegeben werden konnte [1]).

Dieses System, das ich zugleich in einem stereometrischen Stammbaum zur graphischen Darstellung brachte (Untersuchungen etc., Taf. XXVII—XXX), gab ich in folgender Form (a. a. O. p. 1565—1567) [2]):

Classis Aves [3]).

I. Subclassis Saururae.

O. **Archornithes**	SO. **Archaeopterygiformes**	G. *Archaeopteryges*	F. Archaeopterygidae

II. Subclassis Ornithurae.

O. **Struthiornithes**	SO. **Struthioniformes**	G. *Struthiones*	F. Struthionidae
O. **Rheornithes**	SO. **Rheiformes**	G. *Rheae*	F. Rheidae

---

1) Im Detail der Bearbeitung hob ich zugleich die Stellen hervor, wo weitere Untersuchung vor allem nötig sei.

2) Hinsichtlich aller Details, insbesondere auch hinsichtlich der Einfügung der paläontologischen Vogelreste verweise ich auf die Ausführungen von 1888, p. 1140—1564.

3) Von den Abkürzungen dieser systematischen Tabelle bezeichnet O.: Ordo; SO.: Subordo; Im. SO.: Intermediäre Subordo: G.: Gens; Im. G.: Intermediäre Gens; F.: Familia; SF.: Subfamilia: s. lat.: sensu latiori; s. str.: sensu strictiori. — Die Anmerkungen zu der Tabelle sind — mit Ausnahme der gleich hier folgenden (Anm. 1 auf p. 589) — ebenfalls aus den Untersuchungen abgedruckt.

Digitized by Google

Hippalectryornithes	SO. **Casuariiformes**	G. *Casuarii*	F. Dromaeidae F. Casuariidae F. Dromornithidae
	Im. SO. **Aepyornithiformes**	G. *Aepyornithes*	F. Aepyornithidae
	Im. SO. **Palamedeiformes**	G. *Palamedeae*	F. Palamedeidae
Pelargornithes (Lygrornithes, Cerornithes)	SO. **Anseriformes**	G. *Gastornithes*	F. Gastornithidae
		G. *Anseres s. Lamellirostres*	F. Anatidae
	SO. **Podicipediformes**	G. *Enaliornithes*	F. Enaliornithidae
		G. *Hesperornithes*	F. Hesperornithidae
		G. *Colymbo-Podicipedes* [1]	F. Colymbidae F. Podicipedidae [1]
	SO. **Ciconiiformes**	G. *Phoenicopteri*	F. Palaelodidae F. Phoenicopteridae
		G. *Pelargo-Herodii*	F. Plataleidae s. Hemiglottides F. Ciconiidae s. Pelargi F. Scopidae F. Ardeidae s. Herodii F. Balaenicipitidae
		G. *Accipitres* (Hemeroharpages, Pelargoharpages)	F. Gypogeranidae F. Cathartidae F. Gypo-Falconidae
		G. *Steganopodes*	F. Phaethontidae F. Phalacrocoracidae [2] F. Pelecanidae F. Fregatidae
	Im. SO. **Procellariiformes**	G. *Procellariae s. Tubinares*	F. Procellariidae [3]
	Im. SO. **Aptenodytiformes**	G. *Aptenodytes s. Impennes*	F. Aptenodytidae
	Im. SO. **Ichthyornithiformes** [4]	G. *Ichthyornithes*	F. Ichthyornithidae F. Apatornithidae

1) Die 1888 gebrauchten älteren, aber linguistisch unrichtigen Bezeichnungen Podicipitiformes, Podicipites, Podicipidae wurden nach dem Vorgange neuerer Ornithologen in die obigen richtigeren umgetauscht.

2) Die F. Phalacrocoracidae mit den SFf. Phalacrocoracinae, Plotinae, Sulinae, wahrscheinlich Pelagornithinae und vermutlich Graculavinae.

3) Die Procellariidae bilden eine F. s. lat. mit den Ff. s. str. (oder SFf. s. lat.) Oceanitidae (-inae) und Procellariidae (-inae).

4) Die intermediäre SO. Ichthyornithiformes schließt sich der SO. Charadriiformes am nächsten an und bildet vielleicht auch mit ihr die O. Charadriornithes (Untersuchungen etc., p. 1543).

Digitized by Google

O. **Charadriornithes** (Aegialornithes)	SO. **Charadriiformes**	G. s. lat. *Laro-Limicolae*	G. s. str. *Charadrii*	F. Charadriidae [1]
				F. s. str. Glareolidae
				F. s. str. Dromadidae
				F. Chionididae
				F. Laridae
				F. Alcidae
				F. Thinocoridae [3]
		G. *Parrae*		F. Parridae
		G. *Otides*		F. Oedicnemidae [4]
				F. Otididae
	Im. SO. **Gruiformes**	G. *Eurypygae*		F. Eurypygidae
				F. Rhinochetidae
				F. Aptornithidae [5]
		G. *Grues*		F. Gruidae [6]
				F. Psophiidae
				F. Cariamidae [7]
	Im. SO. **Ralliformes** [8]	G. *Fulicariae*		F. Heliornithidae [9]
				F. Rallidae
		G. *Hemipodii*		F. Mesitidae
				F. Hemipodiidae

1) F. Charadriidae mit den SFf. Charadriinae und Scolopacinae, von welchen letzteren eventuell noch die Rhynchaeinae abzuzweigen sind (Untersuchungen etc., p. 1544).

2) Glareolidae und Dromadidae bilden eventuell auch nur SFf. (Glareolinae und Dromadinae).

3) Möglicherweise eine selbständige G. Thinocori der SO. Charadriiformes bildend (Untersuchungen etc., p. 1545).

4) Die F. Oedicnemidae eventuell auch der G. Laro-Limicolae eingereiht oder eine intermediäre Familie zwischen diesen und der G. Otides repräsentierend (Untersuchungen etc., p. 1545).

5) Die Aptornithidae stehen eventuell auch intermediär zwischen den Rhinochetidae und Rallidae oder sind den letzteren mehr genähert (Untersuchungen etc., p. 1549).

6) Die F. Gruidae mit den SFf. Gruinae und Araminae.

7) Die Cariamidae sind möglicherweise auch Vertreter einer besonderen G. Cariamae s. Geranoharpages, wonach die G. Grues nur aus den Ff. Gruidae und Psophiidae und die SO. Gruiformes aus den 3 Gg. Eurypygae, Grues und Cariamae sich zusammensetzen würde.

8) Die intermediäre SO. Ralliformes scheint mir namentlich durch Vermittelung der G. Hemipodii der O. Alectorornithes mehr genähert zu sein als der SO. Gruiformes, weshalb sie eventuell auch jener Ordnung in selbständiger Stellung eingereiht werden kann. Die O. Alectorornithes würde dann aus den SO. Ralliformes, Apterygiformes, Crypturiformes und Galliformes bestehen (Untersuchungen etc., p. 1551).

9) Auf Grund der Untersuchungen anderer Autoren; eigene Untersuchungen über die Heliornithidae konnte ich nicht anstellen (Untersuchungen etc., p. 1550).

Alectorornithes (Chamaeornithes)	SO. **Apterygiformes**	G. *Apteryges*		F. Apterygidae F. Dinornithidae
	SO. **Crypturiformes**	G. *Crypturi*		F. Crypturidae
	SO. **Galliformes**	G. s. l. *Galli*	F. s. lat. Gallidae [1]	F. s. str. Megapodidae F. s. str. Cracidae F. s. str. Gallidae s. Alectoropodes [2]
			F. s. lat. Opisthocomidae [1]	
	Im. SO. **Columbiformes**	G. s. str. *Pteroclites*		F. Pteroclitidae
		G. s. str. *Columbae*		F. s. str. Dididae F. s. str. Columbidae
	Im. SO. **Psittaciformes**	G. *Psittaci*		F. Psittacidae
Coracornithes (Pendrornithes)	SO. **Coccygiformes**	G. *Coccyges*		F. s. lat. Musophagidae F. s. lat. Cuculidae
	SO. **Pico-Passeriformes**	Im. G. *Galbulae*		F. Bucconidae ? [3] F. Galbulidae
		G. s. lat. *Pico-Passeres*	G. s. str. *Pici*	F. Capitonidae F. Rhamphastidae F. Indicatoridae F. Picidae [4]
			G. s. str. *Passeres*	F. Pseudoscines [5] F. Passeridae s. Passeres s. str. [6]
		G. s. lat. *Macrochires*		F. Cypselidae F. Trochilidae
		G. s. lat. *Colii* [7]		F. Coliidae
		Im. G. *Trogones* [8]		F. Trogonidae

1) Eventuell auch G. s. str. Galli und Opisthocomi.

2) Mit den SFf. s. lat. Numidinae, Meleagrinae und Gallinae verae, welche letzteren wieder die SFf. s. str. Phasianinae und Tetraoninae (mit den Gruppen der Perdices und Tetraones) umfassen (Untersuchungen etc., p. 1265 f. und p. 1551).

3) Auf die Autorität anderer Autoren hin hier eingefügt. Eigene Untersuchungen fehlen (vergl. Untersuchungen etc., p. 1553).

4) Picidae mit den SFf. s. lat. Iynginae und Picinae (Untersuchungen etc., p. 1556).

5) Eventuell auch intermediäre Familie zwischen Pici und Passeres.

6) Mit den Subfamilien-Gruppen der Desmodactyli, Oligomyodi, Tracheophones und Oscines s. Diakromyodi.

7) Möglicherweise auch Vertreter einer besonderen SO. Coliiformes; doch ziehe ich ihre Einreihung in die SO. Pico-Passeriformes vor (Untersuchungen etc., p. 1558).

8) Die G. Trogones vielleicht auch in selbständiger Stellung der SO. Pico-Passeriformes einzureihen (Untersuchungen etc., p. 1555).

Digitized by Google

Fortsetzung O. **Coracornithes**	SO. **Halcyoniformes**	G. *Halcyones* F. s. lat.	F. s. str. Halcyonidae
			F. s. str. Alcedinidae
		G. *Bucerotes*	F. Upupidae [1])
			F. Bucerotidae [1])
		G. *Meropes*	F. Meropidae
		Im. G. *Todi* [2])	F. Momotidae
			F. Todidae
	SO. **Coraciiformes**	G. *Coraciae*	F. Coraciidae
			F. Leptosomidae
		G. *Caprimulgi*	F. Caprimulgidae
			F. Steatornithidae
			F. Podargidae
		G. *Striges* (Nyctharpages, Podargoharpages)	F. Strigidae [3])

Da aber diese lineare Aufzählung und Aneinanderreihung der einzelnen Abteilungen die genealogischen Beziehungen zu den verwandten Gruppen, die nicht bloß in einer geraden Linie, sondern nach den verschiedensten Seiten hin entwickelt sind, nur ganz unvollkommen wiedergiebt und oft auch nahe Verbände zerreißt und auseinanderrückt [4]), so fügte ich noch eine flächenhafte Neben-

---

1) Die F. Upupidae mit den SFf. Irrisorinae und Upupinae, die F. Bucerotidae mit den SFf. Bucerotinae und Bucorvinae. Die Stellung der Irrisorinae ist nicht sicher, da eigene Untersuchungen fehlen (cf. Untersuchungen etc., p. 1555).

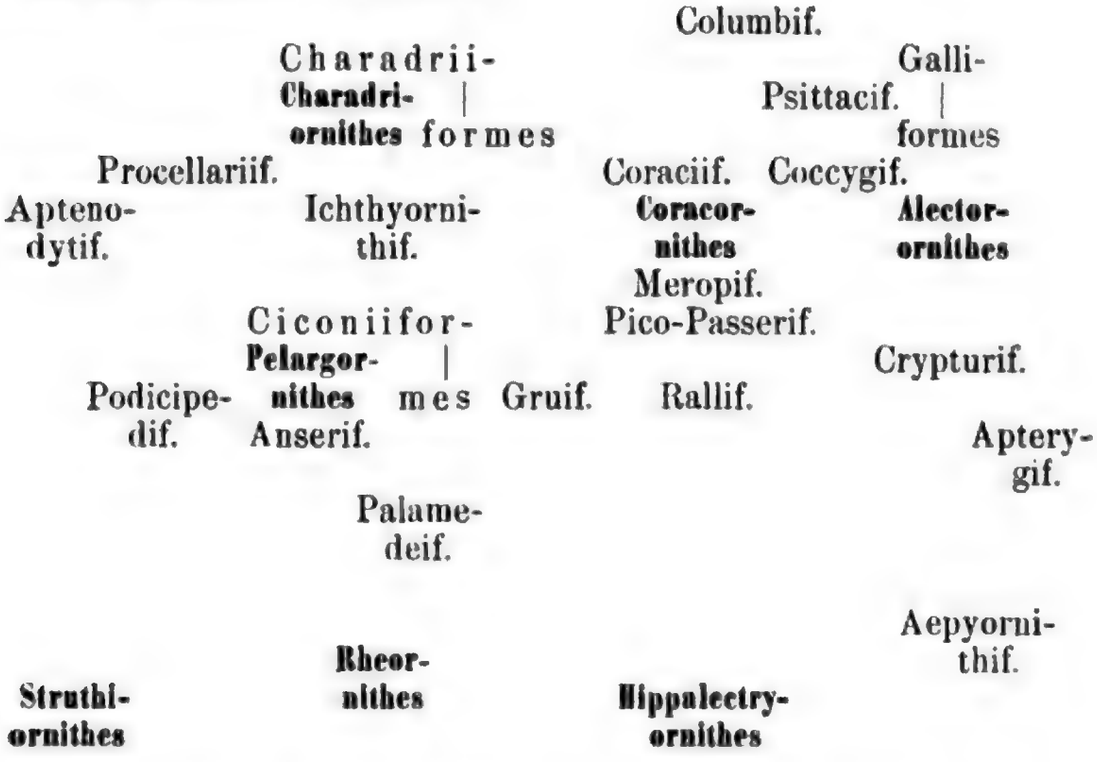
2) Die G. Todi steht intermediär zwischen den SOo. Coraciiformes und Halcyoniformes, aber mit etwas näheren Relationen zu letzteren; doch möchte ich sie deshalb diesen noch nicht einreihen. Halcyoniformes und Todi sind, von sekundär ausgebildeten Ausnahmen (z. B. Upupidae) abgesehen, ausgesprochene Syndactyli, besitzen aber diesen Charakter nicht ausschließlich (cf. Trochilidae, gewisse Passeridae, Pseudoscines).

3) Die F. Strigidae mit den beiden SFf. der Asioninae und Striginae.

4) So ist z. B. bei der vorhergehenden linearen Anordnung der Zusammenhang zwischen den Aepyornithiformes und Apterygiformes, zwischen den Ciconiiformes und Gruiformes, den Hemipodii und Crypturi, den Charadriornithes und Coracornithes u. a. m. total unterbrochen worden. Eine mit anderen Ordnungen beginnende und diese Beziehungen wahrende Aneinanderreihung würde aber wieder andere Relationen zerreißen u. s. f. Außerdem besitzt die gegebene lineare Folge den Uebelstand, daß sie nicht mit den höchsten Formen endet; eine solche Gruppierung wäre aber nur unter Nichtachtung der genealogischen Beziehungen möglich gewesen.

Digitized by Google

einanderstellung der Ordnungen und Unterordnungen — die rohe Ansicht des stereometrischen Stammbaumes von oben (aus der Vogelperspektive) — hinzu [1]):



In diesem System wurde die selbständige Stellung der jurassischen Archaeopteryx gegenüber allen anderen genauer bekannten Vögeln von der Kreide bis Jetztzeit anerkannt und erstere als Vertreter der SCl. Saururae Haeckel den letzteren (SCl. Ornithurae Haeckel) gegenübergestellt. Dagegen wurden unter ausführlicher Begründung die weiteren von den Autoren aufgestellten Hauptabteilungen (Ratitae und Carinatae; Odontornithes und Anodontornithes [Euornithes, Rhynchornithes]; Homalogonatae und Anomalogonatae etc.) aufgelöst und ihre Vertreter in die oben angegebenen Ordnungen, sowie intermediären Unterordnungen verteilt. Die Aufführung von intermediären Unterordnungen, die in der Folge wenig Beifall fand, erwies sich mir bei dem Stande unserer Kenntnis als nötig, da hier kleinere Vogelabteilungen vorlagen, welche zwischen größeren als Ordnung definierbaren eine Zwischenstellung einnahmen, ohne daß es zur Zeit möglich war, sie der einen oder anderen Ordnung ohne Zwang zuzurechnen, —

1) Die speciellere genealogische Stellung von Archaeopteryx zu den anderen Vögeln ist noch so dunkel (cf. Untersuchungen etc., p. 1535, 1536), daß ich diesen Typus in diese Darstellung gar nicht eingefügt habe.

gerade so, wie bei der Verästelung eines Baumes an den Teilungsstellen der größeren Aeste (= Ordnungen) auch kleinere Aeste zwischen ihnen (= intermediäre Unterordnungen) herauswachsen.

Weitere Ausführungen (Untersuchungen etc., p. 1592—1641) behandelten die Abstammung der Vögel aus dem gemeinsamen Stocke der Sauropsiden, sowie die Frage der Kalt- und Warmblütigkeit, und kamen zu dem Schlusse, daß die Vögel von keiner bekannten Reptilienabteilung (insbesondere auch nicht von den Dinosauriern und Pterosauriern) abstammten, sondern daß ihre Wurzel viel tiefer, bis zu dem gemeinsamen Stocke der Sauropsiden führe, aus welchem sie gegenüber dem Reptilienstamme selbständig entsprossen seien. —

Seit Herausgabe der „Untersuchungen" ist die ornithologische Forschung rüstig weiter gegangen und hat sowohl eine Anzahl umfassender systematischer Arbeiten als auch eine Fülle von Bearbeitungen und Untersuchungen der verschiedenen Organsysteme und dieser und jener Vogelgruppe zu Tage gebracht.

Von den umfänglicheren Vogelsystemen hebe ich namentlich hervor[1]): Cope (1889, unter Benutzung von Stejneger's Vogelsystem 1885), Heine und Reichenow (Nomenclator Musei Heineani 1882—90), Seebohm (erstes und zweites [alternatives] System 1890 A und B, im Anschluß an seine systematischen, vorwiegend anatomische Charaktere benutzenden Arbeiten 1887—90), Zittel (Palaeontologie 1890), Sharpe (1. System der Vogelskelete im Museum of the Royal College of Surgeons 1891 A, 2. Das im Budapester Kongreß proponierte System 1891 B), Lydekker (Catalogue of the Fossil Birds in the British Museum Nat. Hist. 1891), Gadow (1. Classification of Birds in den Proc. Zool. Soc. 1892, 2. Vogelsystem in Bronn's Klassen und Ordnungen 1893), Haeckel (Systematische Phylogenie 1895), A. Newton (Newton and Gadow, Dictionary of Birds, Introduction 1896), Beddard (Structure and Classification of Birds 1898), Evans (Birds 1899), Pycraft (Palaeognathae and Neognathae 1900), Sharpe (Handlist of the Genera and Species of Birds I—III, 1899—1901)[2]).

1) Ich beschränke mich hier wie in der ganzen daran anschließenden Besprechung lediglich auf die Hauptabteilungen und die besonders strittigen Gruppen; jedes Eingehen auf das Detail bleibt ausgeschlossen.

2) Dazu kommen noch die in den Jahren 1888—98 herausgegebenen Bände des Catalogue of the Birds in the British Museum (Nat. Hist.) und zwar 1888, Vol. 14 (Sclater, Passeriformes Oligomyodae); — 1890, Vol. 13 (Sharpe, Passeriformes Sturniformes, Atrichiidae and Menuridae), Vol. 15 (Sclater, Passeriformes Tracheophonae, Vol. 18 (Hargitt, Scansores I); — 1891, Vol. 19 (Sclater

Digitized by Google

Unter diesen dürfte die eingehende Bearbeitung Gadow's mit ihrer umsichtigen, gründlichen und scharfsinnigen Abwägung der verschiedenen Merkmale und Verwandtschaften den ersten Rang einnehmen und bleibenden Wert besitzen; es ist mir eine besondere Genugthuung und Stütze, daß die Wege dieses ausgezeichneten Arbeiters zu einem großen Teile mit den meinigen zusammenlaufen. In Gadow's Bahn wandelt auch Evans, dessen Vogelbuch, das auch die ausgestorbenen Formen eingehend berücksichtigt, zu den lesenswertesten gehört. Das von Cope übernommene System von Stejneger ist eine Leistung, die ich, obschon in mehrfachen Punkten zu anderen Resultaten gekommen, voll anerkenne. Sharpe, dieser umfassende Kenner der Vögel bis in ihre kleinsten Abteilungen, hat sich in der Verteilung der größeren Gruppen zuerst Seebohm angeschlossen (1881 A), sich aber bald von der Einseitigkeit der künstlichen Systeme dieses Autors emancipiert und hat danach ein selbständigeres System (1891 B, Handlist) begründet und (abgesehen von geringeren Schwankungen im Detail, s. die verschiedenen Jahrgänge des Zoological Record) festgehalten, welches mit der von Gadow und mir vertretenen Richtung vieles gemein hat. In der Handlist (1899—1901) sind auch die fossilen Formen nach Möglichkeit dem Systeme eingefügt, wobei Sharpe auf Lydekker's Catalogue (91) fußte und außerdem sich der Unterstützung von A. Milne-Edwards, Shufeldt und Andrews erfreute. Die systematischen Ausführungen A. Newton's, dieses hervorragenden Forschers und Beurteilers auf diesem Gebiete, kennzeichnen sich durch Umsicht und weise Vorsicht. Beddard's Buch giebt eine Fülle von gut durchgearbeiteten inneren und äußeren Merkmalen und erweist sich als reiche Fundgrube und als glückliche Weiterführung der namentlich von Garrod und Forbes mit so viel Erfolg geübten eklektischen Methode (Auswahl besonders brauchbarer Merkmale); sein System, in der Sonderung der Anomalogonatae und Homalogonatae an das Garrod's anschließend, ist im übrigen ein durchaus originelles. Reichenow hebt selbst hervor, daß das von ihm im Nomenclator Musei Heineani gebrauchte System sich eng an das

---

and Shelley, Scansores II; Shelley, Coccyges), Vol. 20 (Salvadori, Psittaci); — 1892, Vol. 16 (Salvin, Upupae and Trochili; Hartert, Coraciae I), Vol. 17 (Sharpe, Coraciae II and Halcyones; Ogilvie-Grant, Bucerotes and Trogones); — 1893, Vol. 21 (Salvadori, Columbae), Vol. 22 (Ogilvie-Grant, Game Birds); 1894, Vol. 23 (Sharpe, Fulicariae and Alectorides); — 1895, Vol. 27 (Salvadori, Chenomorphae, Crypturi and Ratitae); — 1896, Vol. 24 (Sharpe, Limicolae), Vol. 25 (Salvin, Gaviae and Tubinares); — 1898, Vol. 26 (Sharpe, Plataleae and Herodiones; Ogilvie-Grant, Steganopodes, Pygopodes, Alcae and Impennes). — Auch sei noch an Menzbier's Einteilung der Vögel im Anschluß an seine Vergleichende Osteologie der Pinguine (1887), die ich in den Untersuchungen, 1888, p. 1421 f. nur kurz und nachträglich besprochen, erinnert.

Digitized by Google

der älteren Bearbeitung des Museum Heineanum (Cabanis und Heine 1850—63) anschließe [1]).

Vortrefflich und von umfassender Bedeutung sind auch die vorwiegend die Ratiten berücksichtigenden Arbeiten von T. J. Parker (1888—95). Daran anschließend, sei auch des ausgezeichneten ornithologischen Handwörterbuches von A. Newton-Gadow (Dictionary of Birds, 1893—96, mit Beiträgen von Lydekker, Roy und Shufeldt), sowie der kürzeren Handbücher von Coues (1890) und Marshall (1895) und der meist von Buri gegebenen anatomischen Darstellungen in der neuen von Hennicke besorgten Ausgabe von Naumann's Naturgeschichte der Vögel Erwähnung gethan.

Die Zahl der meistens auch systematischen Zwecken dienenden und insbesondere die Anatomie behandelnden Einzelarbeiten ist eine ganz erhebliche [2]).

Auf mehrere Organsysteme ausgedehnte Darstellungen verdanken wir namentlich Beddard (s. oben, außerdem Striges 1888, Balaeniceps 88, Accipitres [speciell Polyboroides] 89, Opisthocomus 89, Bucerotes 89, Chunga 89, Photodilus 90, Sarcorhamphus 90, Psophia 90, Podica 90, Rhinochetus 91, Plotus 92, Heliornis 93, Rhynchops 96, Aechmophorus 96, Alcedinidae 96, Phaethon 97, Scythrops 98, Apteryx 99, Carpococcyx 1901), Beddard and Mitchell (Palamedea 94), Beddard and Parsons (Psittaci 93), Coues (Pygopodes 92), Fürbringer (Budapester Ref. über Vogelanatomie 91), Gadow (s. oben, ferner Anatomischer Teil der Vögel in Bronn's Klassen und Ordnungen 91, Pedionomus 91, Opisthocomus 92), Gegenbaur (Vergl. Anatomie 98), Lucas (Macrochires 88—99, Passeres 94—96 etc.), Marshall (Psittaci 89, Pici 89), Mitchell (Chauna 95, Opisthocomus 96), T. J. Parker (Apteryx 88—92), Pycraft (Palaeognathae and Neognathae 1900), Shufeldt (Geococcyx 1887, Alcidae 87, Gallus 88, Speotyto 89, Caprimulgi,

---

1) Auch die von ihm in den Jahresberichten über die Naturgeschichte der Vögel (Arch. f. Naturgesch.; der letzte mir vorliegende vom Oktober 1900 behandelt die Litteratur 1893) angewendeten systematischen Aneinanderreihungen kennzeichnen sich durch einen sehr konservativen Standpunkt gegenüber den taxonomischen Arbeiten der letzten Decennien. Zum Verständnis dafür sei zugleich auf Reichenow's Aufsatz „System und Genealogie" (93) hingewiesen.

2) Auch hier gebe ich im wesentlichen nur eine Auswahl in den Stichworten der Titel resp. des Inhaltes mit Jahreszahl, wobei ich hinsichtlich der genaueren Titel auf die Jahresberichte etc. verweise. Alles Detail der äußeren Merkmale, welches noch immer den überwiegenden Bestand der ornithologischen Arbeiten ausmacht, und die Oologie bleibt beiseite. Ebenso kommen die lediglich ontogenetischen, histologischen und histogenetischen, sowie experimentellen und teratologischen Zwecken dienenden embryologischen Arbeiten nicht zur Erwähnung.

Cypseli, Trochili 86—99, Picidae 88, Passeres 89 etc.), Smith (Spheniscus 91), Studer (antarktische Vögel 89), Thébault (Casuarius 91), Wiedersheim (Vergl. Anatomie 93, 98) u. a.

Von den osteologischen Werken (über lebende Vögel) stehen im Vordergrunde Meyer's Abbildungen von Vogelskeleten (I, 1879—88, II, 1889—97), T. J. Parker (Apteryx, s. oben) und Suschkin (Accipitres 1895, 1899—1901); durch eine große Zahl von Einzelarbeiten tritt der fruchtbarste Autor auf osteologischem Gebiete, Shufeldt, hervor (außer den in meinem Budapester Referate sowie den in dieser Arbeit p. 293 und 298 citierten Arbeiten seien noch Lunda und Corvus 88, Porzana 88, Circus 89, Macrochires 89—94, Phoenicopterus 89, Ivory-Bill 90, Complete Fibulae 94, Coccyges 1901, Penguins 01, Scopus and Balaeniceps 01 erwähnt). Ferner sei hingewiesen auf Beddard (s. oben, außerdem Intercentra 97, Gallus × Guttera 99, Bucerotidae 01), Chomjakoff (Accipitres 01), Clarke (Rissa 92), Gadow (s. oben, ferner Visceral Arches 88, Wirbelsäule 95, 96), Garbowski (Wirbelsäule 95), Haij (Becken, 87, 88), Heerwagen (Kiefergaumenapparat 89), Holmgren (skandinavische Vögel 91/92), Leighton (Sterna 94), Lucas (s. oben, ferner Nothura 1886, 96, Vogelskelete von Abrolhos etc. 87/88, Alca 87/88, 90, verschiedene Passeres 88—96, Macrochires 88—95, Rippen 88, 89, Vogelskelete von Guadeloupe 91, Passeres 91, 96, 97, Picidae 95, Phalacrocorax 96, Hyoid 1900), Mehnert (Becken 88, Extremitäten s. Kainogenese 97), Menzbier (Impennes 87), Mitchell (s. o.), Mivart (Lorius und Psittacus 95, Hyoid der Psittaci 96), Nassonow (Extremitäten von Struthio 95, 96), Norsa (vordere Extremität 94, 95), W. K. Parker (vordere Extremität 87—89, Wirbelsäule 88, Flügel von Phoenicopterus 89, Steatornis 89, Cypselidae 90, Anatidae und Alcidae 90, Opisthocomus 90/91, Gallinaceae 91), Pycraft (s. oben, ferner Steganopodes 98, Impennes 98, Tubinares 99, Pygopodes 99), Schenk (Unterkiefer 87, 88), Sclater (Aptenodytes 88), Seebohm (Osteolog. Characters to diagnose the Suborders etc. 87—90), Sharpe (Osteolog. Cat. Mus. Coll. Surg. 91), Staurenghi (Ossa interparietalia 96, 1900), Stejneger (Macrochires 87, Phalacrocorax 89), Van der Stricht (Gelenkknorpel 89), d'Arcy Thompson (Schädel der Psittaci 99), Studer (s. oben), Thébault (Hyoid von Casuarius 92), Tonkoff (Entw. des Hühnerschädels 00), Tschan (vordere Extremität 89), Walker (Quadratum 88), Werner (Impennes 92), Wray (Flügel von Struthio 87), Zehntner (Cypselidae 89, 90). — Folgende Autoren haben vorzugsweise fossile Vögel berücksichtigt und uns mit manchem neuen Funde bekannt gemacht: Allen (Hesperornis 98), Ameghino (Aves fósiles Argentinos 91, 95, Stereornithes 96), Andrews (Aepyornis 94—96, Aptornis 96, Diaphorapteryx 96, Palaeolimnas und Mesolimnas 96, Stereornithes 96, Megalapteryx 97, fossile Knochen von Central-Madagaskar 97, Vogelreste v. d. Lace Dwellings n. Glastonbury 98/99, Phororhacos 99, Dinornithes 99), Brauns (Zahnvögel 90), Burckhardt (Aepyornis 93), Cope (Cyphornis 95), Dames (Scaniornis 90, Archaeopteryx 97), Déperet

Digitized by Google

(Pliocäne Vögel von Roussillon 92), De Vis (Pleistocäne Vogelknochen von Queensland 88, 91, 92), Eastman (Struthiolithus and Struthious Birds 98), Evans (Birds 99), Field (Dinornithes 94), Flot (Laurillardia 91), O. H. Forbes (Vogelreste von Canterbury 91, Dinornithes 91—93, Extincte Avifauna von New Zealand, namentlich Dinornithes 92, Aphanapteryx [= Diaphorapteryx] 93), Fürbringer (Hesperornithes 90), Gadow (s. oben und E. Newton, ferner Stereornithes 1896), Gerstäcker (Archaeopteryx, in Skelet des Döglings 87), Grandidier (s. Milne-Edwards), Grieve (Alca impennis 88), von Haast (Dinornithes 87), Hamilton (Dinornithes 88, 93, 94, Aptornis 91, Harpagornis und Anomalapteryx 93, Knochenhöhlen von Castle Rocks, Southland 93), Hartlaub (neuerdings ausgestorbene Vögel 96), Helm (Hesperornis 91), Hill (Dinornithes 89, 95), Hurst (vordere Extremität von Archaeopteryx 93—95), Hutton (The Moas 91, Origin of the Struthious Birds of Australia 93, Dinornithes 93, 95—97), Lemoine (Vogelknochen aus dem unteren Tertiär von Rheims [Eupterornis, Remiornis, Gastornis etc.] 87), Lucas (Alca impennis 87, 88, 90, Phalacrocorax perspicillatus 89, 96, kürzlich ausgestorbene Vögel 91, Mitteilung an Eastman 98, Gallinuloides 1900; s. auch Stejneger), Lydekker (s. oben Catalogue etc. 91; ferner fossile Vögel von Malta 91, britische fossile Vögel 91, pleistocäne Vögel von Sardinien und Corsica 91, miocäne Storchreste von Allier 91, Dinornithes 91, fossile Vogelknochen von Queensland 92, miocäne Vogelreste von Grieve St. Alban 93, extinkte Riesenvögel von Argentinien 93—94, Rhea nana 94), Marsh (Coniornis 93, Basornis 94, Hesperornis 97), Meli (fossiler Gyps 92), Mercerat (Oiseaux fossiles d. l. Rep. Argentine 97, Stereornithes 99; siehe auch Moreno), A. Milne-Edwards (Oiseaux fossiles de Phosphate de Chaux [Eocän] 91/92, Faune ornithol. éteinte des Iles Mascareignes et de Madagascar [Abdruck] 94), Milne-Edwards et Grandidier (Aepyornithes 94, 95), Milne-Edwards et Oustalet (Oiseaux actuellement éteintes Mus. d'Hist. nat. Paris 93, Ossements d'oiseaux proven. d. terr. récents de Madagascar 95), Mitchell (Aepyornis 95), Moreno und Mercerat (Los Pájaros fósiles d. l. Rep. Argentina 91, 97), Nehring (Diluviale Wirbeltiere von Pößneck 89), A. Newton (Fossil Birds 91), E. Newton (Dodo Bones in Mauritius [disproved] 90), E. Newton and H. Gadow (Bones of the Dodo and other Extinct Birds of Mauritius 93), E. T. Newton (Gastornis 87, Bones from below the Nitrate Beds of Peru 90), Noll (Veränderungen der Vogelwelt im Laufe der Zeit 89), Oustalet (s. Milne-Edwards), T. J. Parker (Dinornithes 93/95), Pycraft (Archaeopteryx 93—95), Regalia (Nyctea nivea fossil 97), Shufeldt (Hesperornis 90, fossile Vögel d. Equus-Beds d. Oregon Desert 92, foss. Vögel d. Silver Lake Reg. v. Oregon 93, Ichthyornis 93, foss. Knochen v. Grotto Pietro Tamponi u. Grieve St. Alban 96, Harpagornis 96, foss. Vogelreste v. Tennessee 97) Stejneger and Lucas (Phalacrocorax perspicillatus 89), Steinmann und Döderlein (Paläontologie 90), Stirling and Zietz (Genyornis 96, 1900), d'Arcy Thompson (Hesperornis 90), Tschan (s. oben), de Vis (s. De Vis),

Digitized by Google

White (Dinornithes 95), Widhalm (foss. Knochen v. Odessa 86), Williston (Hesperornis 96), Winge (foss. Vögel d. Knochenhöhlen Brasiliens 88), Wolterstorff (ausgestorbene Riesenvögel 1900), H. Woodward (Guide Fossil Birds Brit. Mus. 96).

Auf myologischem Gebiete sind thätig gewesen: Beddard (s. o., ferner Dissura u. Herodiones 1896, Oblique Septa bei Pelargo-Herodii 96), Beddard and Mitchell (s. o.), Beddard and Parsons (s. o.), Bertelli (dorsales Diaphragma 98), Buchet (Appareil tenseur 88, M. scapulo-humeralis 92), Buri (Micropus und Coracornithes 1900), Engert (Entwickelung der Rumpfmuskulatur 00), Gadow (s. o.), Giacomini (Muskelspindeln 98), Killian (M. stapedius 90), Lucas (M. deltoides der Cypseli 96, 99), Mitchell (s. o., ferner Perforated Flexor Muscles 94, Alcedinidae 1901), T. J. Parker (s. o.), Resler (Flexor hallucis brevis bei Nycticorax 96), Sfebohm (s. o.), Shufeldt (s. o., außerdem Muscles used in Classification of Birds, 86, 87, Dermo-tensor patagii 87, 88, Myology of Corvus 90), Siefert (Atemmuskeln 96), Smith (s. o.), Steineger (Propatagialis cucullaris 88), Thébault (Zungenbeinmuskeln von Casuarius 92).

Von Arbeiten auf neurologischem Gebiete (centrales und peripherisches Nervensystem) sind namentlich hervorzuheben: Bach (Augenmuskelkerne 99), Béraneck (Kopfnerven 88), Brandis (Gehirn 93—95, namentlich Kleinhirn in seinen Beziehungen zur Systematik 96), Burckhardt (Homologien des Zwischenhirndaches 94, Bauplan des Wirbeltiergehirns 94), Buri (Micropus und Coracornithes 00), Capobianco (Entw. d. Rückenmarkes u. d. Spinalganglien 00), Cavalié (Innervation des Diaphragma 98), Chiarugi (Gehirnnerven 89, 94), Dogiel (Kleinhirn 96), Economo (Hypophysis von Columba u. Gallus 99), Edinger und Wallenberg (Gehirn von Columba, Passer etc. 99), Eurich (Neuroglia 98), Ewald (Gehörnerv 94), Friedländer (Rückenmark von Columba 98), Fürbringer (Spino-occipitale Nerven 97), Fusari (Sympathicus 92), Gadow (s. o.), Gage (Gehirn von Passer 95), Gaupp (Nerven der Mund- und Nasenhöhlendrüsen 88), Gehuchten (Lobus opticus 92), Giacomini (Nerven der Nebenniere 98), Goronowitsch (Ganglienleisten 93), v. Gössnitz (Diaphragma 01), Haecker (Innervation der Syrinxmuskeln 98), Haller (Hypophysis und Infundibularorgane 96), Hancock (Gehirngewichte 88—90), Henrich (Großhirnanlage von Gallus 97), Herrick (Vogelhirn 94, corticale Sehcentra 96), His (Entw. d. Bauchsympathicus v. Gallus 97), Holmgren (Nervenzellen 00), Huber (Sympathische Ganglienzellen 00), Kolster (Höhlen im Rückenmark von Lariden 99), Lenhossék (Entw. des Nervensystems von Gallus 91, Histologie d. Nervensystems 94), Lubosch (N. accessorius Willisii 99), Manouélian (Lobus opticus 99), Monti (Milznerven 99), T. J. Parker (s. o.), Peck (Caudalnerven d. Columbae 89), Ramón y Cajal (Rückenmark 91, Kleinhirnganglien 95), Retzius (Ependymzellen 91, Sympathische Ganglienzellen 92, Gehörnerv 92, Entw. d. nervösen Elemente im Rückenmark von Gallus 93), Ris (Lobus opticus 98), Rossi (Anlage der Hypophysis 96), Sala y Pons (Hirnrinde 93), Singer und Münzer (Tractus opticus 89), Smith (s. o.),

Staderini (Gehirnnerven 89, 4. Ventrikel 96, Ventr. d. Med. spinalis 96), Studnička (Tractus opticus 97, Ependym 99), Thébault (Vagus und Sympathicus 96, 98), Timofeew (Spinal- und Sympathicus-Ganglien v. Columba und Gallus 98), Turner (Gehirne zahlreicher Vögel 91), Wallenberg (Opticus 98, Acusticusbahn 98, Bahn des Corpus striatum 98, sämtlich bei Columba), A. Weber (Gehirnentwickelung von Gallus und Phasianus 00).

Das Gebiet der Sinnesorgane wurde bearbeitet von Ayers (Vertebrate Ear 92), Beer (Accommodation des Vogelauges 92), Bouin (Retina 95), Canfield (Retina 89), Chievitz (Area centralis retinae 92), Corning (Augenmuskeln 00), Deganello (halbcirkelförmige Kanäle 99), Disse (Riechnervenentwickelung 96), Dogiel (Retina 88, 95, Grandry'sche und Herbst'sche Körperchen 91, 99), Durand (Muskulatur der Iris 93), Ewald (Labyrinth and N. acusticus v. Columba 94), Fumagalli (3. Augenlid 99), Gadow (s. o., außerdem Visceral Arches and Auditory Ossicles 88), Ganin (Nasendrüsen, Jacobson'sche Organe 90), Heine (Accommodation 98), Keibel (Ductus endolymphaticus 99), Killian (M. stapedius 90), W. Krause (Retina 94), Laudenbach (halbcirkelförmige Kanäle 99) Lenhossék (Histologie der Sinnesorgane 94), Mall (Branchial Cleft. Middle Ear etc. 87/88), Manouélian (Lobus opticus 99), Melkich (Ciliarkörper und Iris 94), Mihalkovics (Nasenhöhle, Jacobson'sches Organ 98), Nassonow (Operculum 96), Pansini (Pacini'sche Körperchen 91), T. J. Parker (s. o.), W. K. Parker (Jacobson'sches Organ 90, 91), Poli (Entw. d. Hörblase von Gallus 97), Preobraschensky (Entw. d. Geruchsorgans von Gallus 92), C. Rabl (Bau und Entwickelung der Linse 00), Ramón y Cajal (Retina 93), Rumszewicz (innere Augenmuskeln 87), Singer und Munzer (Tractus opticus 89), Slonaker (Area centralis retinae bei zahlreichen Vögeln 97), Studnička (Tractus opticus 97), Swenander (Iris von Picus 98), Tornatola (Glaskörper 93), Willink (Glandula nasalis 00).

Außerordentlich groß ist die Fülle der Arbeiten über das Integument (Pterylose, Farben, Dunenkleid, Prachtkleid, Krallen etc.). Nur einiges sei daraus ausgewählt: Beddard (s. o., außerdem Pterylose der Capitonidae und Rhamphastidae 96), Bisogni (Vogelkralle 96), Boas (Wirbeltierkralle 94, Mittelkralle der Vögel 98), Burckhardt (Nestlingsgefieder von Rhinochetus und Psophia 00, 01), Church (Federpigment [Turacin] 93), Clark (Pterylose der Caprimulgi und Striges 94, der Galli 98), Davies (Entwickelung der Feder 88, 89, Kamm an der 3. Zehe [Pectination] 91), De Meijere (Federn 95), Ehlers (Schnabel von Heteralocha 94), Eimer (Federzeichnung 87), Eimer und Fickert (Färbung, Nestlingsgefieder etc. der Schwimmvögel 99), Exner (elektrische Eigenschaften von Haar und Feder 96), Gadow (s. o., ferner Remiges und Federwechsel 88, Hawaian Birds 91), Goodchild (Cubitale Deckfedern der Euornithes 94), Haecker (Zeichnung und Farben der Vogelfedern 88, 90), Heidecke (Schnabelwulst des jugendlichen Sperlings 98), Heinroth (Mauser und Verfärbung des Federkleides der Vögel 98, Prachtkleid von Larus und Ardea 98, Schwingen- und Schwanz-

Digitized by Google

mauser der Vögel 98), Hill (Moafedern 89), Keibel (Ontogenese und Phylogenese von Haar und Federn 96), Kerschner (Zeichnung der Vogelfeder 87, 88), Klinckowström (Scheitelfleck bei Schwimmvögelembryonen 92), Lucas (s. o., ferner Pterylose verschiedener Passeres 94, 96, Schwingen im allgemeinen 95), Marsh (Hesperornis 97), Martorelli (Forme e simmetrie delle macchi nel plumaggio 97), Mazza (Verfärbung 91), Meerwarth (Verfärbung der Schwanzfedern der Accipitres 98), A. B. Meyer (Vogelfedern im Bernstein 87, Jugendkleid des Rackelhahns 91, Färbung von Eclectus 93), de Meijere (s. De Meijere), Mitchell (s. o., ferner Quintocubitalism 99, Alcedinidae 01), Nassonow (Pterylose des Embryos von Struthio 95), Newbiggin (metallische Färbung der Trochilidae und Nectarinidae 96), A. Newton (Farbenvariierung 89), T. J. Parker (s. o.), W. K. Parker (Flügelkrallen 88—90), Pycraft (s. o., ferner Pterylose von Opisthocomus 95, Federfluren der Striges 98, Aquintocubitalum 99, Megapodii 00), Quelch (Krallen, Flügel und Jugendkleid von Opisthocomus 90), H. Rabl (Pigmententwickelung in den Dunenfedern des Hühnchens 94), Regalia (Flügelkrallen 88, Nägel und Spornen an der Vogelhand 92), Rosenstadt (Epitrichium 97), Sappey (Struktur der Federn 93), Schenkling (Farbenwechsel 97), Sclater (Krallen am Flügel von Opisthocomus 89, Uebersicht der quincubitalen und aquincubitalen Vögel 90, Nestling von Chauna), Shufeldt (s. o., außerdem Picidae 88, Krallen am Flügel 90), Stone (Mauser der Vögel 96), Studer (Jugendkleid antarktischer Vögel 89), Thrips (Zeichnung und Färbung der Wald- u. Schneehühner 00), Titchener (Pectination 90), Vian (Jugendkleid der Vögel 86—88), Williston (Federn von Hesperornis 96), Wray (Federbau, Remiges, Tectrices 87), Young (Flügelkralle, Jugendkleid von Opisthocomus 88), Zander (Federwechsel von Struthio 89), Zehntner (Flügelkrallen v. Cypselus 90).

Ueber die Digestionsorgane, das Respirationssystem (nebst Stimmapparaten und pneumatischen Anhängen und Pneumaticität) und die Bauchhöhle (Cölom) handeln: Baer (Atmung, Luftsäcke 96, 97), Barthels (Oesophagus 95), Batelli e Giacomini (Speicheldrüsen 91), M. Bauer (Muskelmagen 01), Beddard (s. o., ferner Respiratory Organs of Diving Birds 88, Caeca von Calodromas 90, Oblique Septa der Passeres und anderer Vögel 96, der Pelargo-Herodii, speciell von Dissura 96), Beddard and Mitchell (s. o.), Beddard and Parsons (s. o.), Benham (Eingeweide von Notornis 99), Berry (Caeca verschiedener Vögel 00), Bertelli (Mesenterialfalten 97, Diaphragma der Vögel 98), Bignon (Luftsäcke, Pneumaticität 87—90), Brandes (Magen von Columba und Larus 96), Brauns (Zähne 90), Brocha (Entwickelung von Leber und Pankreas 98, Cavités hépato-entériques 98), Butler (Bauchhöhle 89, 92), Cazin (Magen 87, 88), Choronshitzky (Entwickelung der Leber, Gallenblase, Pankreas, Milz und des Pfortadersystems 00), Ciaccio (Zunge der Psittaci 00), Cloëtta (Vogeldarm 93), Cuccati (Leber 91), De Vescovi (Luftsäcke 94), Disselhorst (Bursa Fabricii 97), Doyon (Vorderdarm 94), Ehlers (Schnabel

Digitized by Google

von Heteralocha 94), Felix (Entwickelung von Leber und Pankreas 92), Frobeen (Entwickelung der Leber 92), Gadow (s. o., außerdem Cloaca and Copulatory Organs 88, Darmwindungen 89, Magen von Struthio 90, Trachealsack von Dromaeus 90), Gaupp (Mund- und Nasenhöhlendrüsen 88), Giacomini (s. Batelli), Glinsky (Oesophageus-Tonsille von Anas und Anser 94), Grober (Physiologie der Atmung bei Columba 99), Haecker (Syrinx der Oscines 98), Hammar (Entwickelung der Leber 97), Janošík (Pankreas und Leber 95), Klug (Verdauungsorgane 91, 92), Lendenfeld (Luftsäcke 97), Lister (Kehlsack von Fregata 91), Livini (Trachea 96), Lönnberg u. Jagerskiöld (Darmdivertikel 91), Lucas (s. o., ferner Zunge der Trochili 91, der Passeres 94, der Picidae 95, vieler anderer Vögel 97—99, taxonomische Bedeutung der Zunge 96, Darmwindungen der Passeres 96), Mall (Lesser peritoneal cavity 91), Maumus (Caecum von Casuarius 00), Maynard (Stimmorgane von Botaurus lentiginosus 89 [deutsch von Leverkühn 90], Trachea 91), Megnin (Cloake 96), Minot (Entwickelung des Dickdarmes 00), Mitchell (s. o., ferner Proventricular-Crypten von Pseudotantalus 95, Intestinal tract 96), Montandon (Gland. thyreoidea 91), Nassonow (Operculum 96), Oppel (Drüsenmagen 95, Lehrbuch d. vergl. mikr. Anatomie, I—III, 96—00), Pilliet (Speicheldrüsen von Anas 93, Kropf und Magen von Phalacrocorax u. Bernicla 94), Postma (Magen und Darm 89), Pycraft (s. o., außerdem Kehlsack von Otis 98), Roché (Luftsäcke 89—91), Rose (Zahnleiste und Eischwiele von Sterna 92), Ross (Luftsäcke 99), Schenkling-Prévôt (Zunge 94), Schreiner (Histologie und Embryologie des Vorderdarmes 00), Shufeldt (s. o.), Siefert (Atmung 96), Supino (Lungen von Buteo u. Anas 99), Swenander (Kropf 99), Teichmann (Kropf der Columbae 99), Thébault (Larynx von Casuarius 92), Verdun (Kiemenderivate 98), de Vescovis (s. De Vescovis), J. v. Wangelin (Kehlsack der Otides 89), Wenckebach (Bursa Fabricii 88, 95), Werth (Schnabel und Zunge der Nectariinae 00), Willink (Zahn- und Lippenleisten, Eischwiele 00), Wunderlich (Syrinx 87).

Auf angiologischem Gebiete waren unter Anderen thätig: Beddard (s. o.), Bollinger (Größe des Herzens 94), Brouha (Pericardialhöhle 98), Carapezza (Herz 99), Choronshitzky (Entstehung der Milz etc. und des Pfortadersystems 00), Cousin (Blutgefäße 98), Creighton (Lymphscheiden 99), Finn (Ductus Botalli v. Nycticorax u. Dafila 91), Gasch (Herz 88), Hochstetter (Entwickelung der Venen 88, 92, und Arterien 90), Hodgkinson (Linke Atrio-Ventrikular-Klappe 01), M. Hofmann (Gehirn- und Rückenmarks-Arterien 00), Hoyer (Milz 92), Klinckowström (Hirnarterien 93), Mackay (Entwickelung der Branchial-Arterien 89), Mitchell (s. o.), Parrot (Größenverhältnisse des Herzens 93), Pycraft (s. o.), Röse (Herz 90), Sala (Lymphapparat 99, Entwickelung des Lymphherzens und des Ductus thoracicus bei Gallus 00), Thébault (Vena cava accessoria 00), Tonkoff (Entwickelung der Milz 00), Verdun (Carotidendrüse 98), Vialleton (Aorten-Entwickelung 91, 92), Whiting (Milz

Digitized by Google

93), Woit (Entwickelung der Milz 97), Zuckerkandl (Arterien des Vorderdarmes 95).

Das Urogenital-System nebst Nebenniere[1]) fand Bearbeitung bei Bakunin (Wolff'scher Körper und Gang bei Gallus 94), Ballowitz (Spermatozoen 88), Bauer (Dotter und Eiweiß 93, 94), Beddard (s. o.), Benda (Spermatozoen 92), Bertelli (Urnieren-Mesenterialfalten 97), Boas (Begattungsorgane 91), Burger (Entwickelung des Müller'schen Ganges 92, 94), Disselhorst (Accessorische Geschlechtsdrüsen 97), Etzold (Testikel und Spermatogenese v. Fringilla 91), Felix (Entwickelung des Exkretions-Systemes 91), Fusari (Nebenniere 92), Gadow (s. o., ferner Kloake und Kopulationsorgane 88), Giacomini (Ovidukt 94, Oogenese 00), Haycraft (Entwickelung des Wolff'schen Körpers und Ganges 93), Henry (Epididymis 00), Holl (Oogenese 90), C. K. Hoffmann (Entwickelung des Urogenitalsystemes 92), Janošík (Entwickelung des Genitalsystemes 90), Loisel (Spermatogenese 99, 00), Mitrophanow (Oogenese 98), Nathusius (Oogenese 93—95), Pettit (Nebenniere 96), Pycraft (s. o.), H. Rabl (Nebenniere 91), Raspail (Oogenese 93), Rizzo (Oogenese 99), Rühle (Harnkanälchen 97), Schoppe (Nierensekretion 97), Schüller (Oogenese 99), Taschenberg (Oogenese 94), Weidenfeld (Oogenese 97), Wenckebach (Bursa Fabricii 88, 95), Wickmann (Oogenese 94), Willey (Anatomische Untersuchung einer hahnenfederigen Ente 91).

Endlich wurde die Ontogenese (resp. gewisse ontogenetische Stadien) von zahlreichen Autoren behandelt. Wie bereits in früherer Zeit bilden die Arbeiten über die Entwickelung des am leichtesten zu erlangenden Hühnchens (Gallus) auch den Löwenanteil aller entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten seit 1888[2]); doch nahmen auch die Untersuchungen über die Ontogenese anderer Vögel in erfreulicher Weise zu. Von diesen seien (abgesehen von den im Vorhergehenden schon angeführten Arbeiten, die auch die Entwickelung gewisser Organe berücksichtigen) erwähnt: Struthio (Nassonow 95, 96, Mitrophanow 97); Rhea (Van Bemmelen 88); Dromaeus (Haswell 88, North 89); Anas (Bawden 93, Bellonci 87, Burger 94, Heidenhain 97, Kästner 90, Mehnert 94, W. K.

---

1) Der Schriften über die specielle Oologie thue ich, wie schon bemerkt, keine Erwähnung.

2) Aus der Fülle hebe ich nur die Namen Barfurth 95, Bellonci 87, Béraneck 87, Capobianco 00, Dareste 91, Dexter 91, Engert 00, Fasola 90, Felix 91, Féré 00, Fülleborn 95, Gadow 91, Gasco 94, Giacomini 92, Goldberg 91, Goronowitsch 93, Guerri 00, Haswell 89, Heidenhain 97, Hirota 95, Holl 90, Jablonowsky 97, Kaczander 86, Kästner 90, Kionka 94, Kopsch 98, Lau 95, Lavdowsky und Tischutkin 99, Mehnert 94, Mitrophanow 97, 99, Nicolas und Weber 00, Peebles 98, Platt 89, Poli 97, Popoff 94, Rabl 88, 89, Ravn 86, 98, Saint-Remy 95, Samassa 90, Smiechowski 92, Spencer 90, Uskow 88, Valenti 98, H. Virchow 90, 91, Zumstein 87 hervor.

Digitized by Google

Parker 90, Rex 97, Saint-Remy 95, Schwarz 89, Ziegler 92, Zumstein 87); Anser (Heidenhain 96); Cygnus (W. K. Parker 90); Phalacrocorax (W. K. Parker 88, Studer 89); Plotus (W. K. Parker 88); verschiedene Tubinares (Studer 89); Impennes (Studer [Eudyptes] 89), Schauinsland 91), Uria und Simorhynchus (W. K. Parker 90); Larus (Rex 01); Sterna (Leighton 94, Röse 92); Apteryx (T. J. Parker 90—92); Megapodius (Studer 89); Opisthocomus (Beddard 89, Gadow 92, W. K. Parker 90, Quelch 90, Sclater 89, Young 88 etc.); Columba (Giacomini 93, Schenk 97); Corvus (Mitrophanow 01); Cypselus (Chiarugi 89, Zehntner 89, 90); Trochilus (Shufeldt 87); Steatornis (W. K. Parker 89) u. A.

Dank diesen Arbeiten, von denen die zuerst erwähnten (p. 594 f.) speciell die Systematik und Phylogenie behandeln, die anatomischen (p. 596 f.) und ontogenetischen (p. 603 f.) teils zahlreiche und wertvolle taxonomische Aufschlüsse enthalten, teils auch zu nicht immer glücklichen Folgerungen verwendet wurden, jedenfalls aber in ihrer überwiegenden Mehrheit ein recht brauchbares Material für die Aufgaben der wissenschaftlichen Ornithologie enthalten, hat die Forschung auf diesen Gebieten in den letzten 13 Jahren eine wesentliche Förderung erhalten. Daß wir trotz mancher in dieser Zeit erhaltenen Aufklärung und Vermehrung unserer Kenntnis von dem Endziele, einem gesicherten, fest und gut fundierten genealogischen Systeme, noch weit entfernt sind, wird keinen billigen und verständigen Beurteiler wunder nehmen.

Der Reihenfolge nach bespreche ich zuerst die Hauptabteilungen (Subklassen und Ordnungen höheren Ranges), danach die Gruppen mittleren Ranges und die engeren Abteilungen (Ordnungen niederen Ranges, Subordines, Gentes und Familiae), endlich mit kurzen Worten die Stellung der Vögel zu den anderen ihnen verwandten Wirbeltieren.

I. Hauptabteilungen (Subclasses, Ordines s. lat.).

Von Hauptabteilungen der Vögel haben die meisten Autoren seit 1888 zwei bis sechs unterschieden, und zwar:

Zwei: Gadow 93, Evans 99: Scl. I. Archaeornithes (= Saururae); Scl. II. Neornithes (= Ornithurae) mit den 3 Divisionen 1) Ratitae (Ratitae s. str. und Stereornithes) [1]), 2) Odont-

1) Die Hauptabteilung der Stereornithes hat Gadow inzwischen auf Grund genauerer Kenntnis (96) eingezogen und in die Ratitae und Carinatae verteilt. Auch Newton läßt sie in der Anmerkung zum Texte 96 fallen.

Digitized by Google

olcae und 3) Carinatae (inkl. Odontotormae). — Newton 96: SCl. I. Saururae s. Archaeornithes; SCl. II. Ornithurae s. Neornithes mit 1) Stereornithes [1]) (Stereornithes, Diatryma, Gastornis etc.) und 2) Eurhipidurae (welche in die Ratitae und Carinatae gesondert werden) [2]). — Beddard 98: I. Saururae (Saurornithes); II. Ornithurae mit den 1) Homalogonatae (enthaltend die Ratitae, Odontolcae, Odontotormae, Stereornithes und zahlreiche Carinatae) und 2) Anomalogonatae (höhere Carinatae, entsprechend meinen Coracornithes exkl. Coccyges). — Pycraft 99: I. Archaeornithes; II. Neornithes mit 1) Palaeognathae (Ratitae und Tinami) und 2) Neognathae (Carinatae exkl. Tinami, aber inkl. Odontolcae und Odontotormae).

Drei: Zittel 90: I. Saururae; II. Ratitae (inkl. Odontolcae); III. Carinatae (inkl. Odontotormae). — Lydekker 91: I. Carinatae mit 1) Euornithes und 2) Odontornithes (Odontolcae und Odontotormae); II. Ratitae; III. Saururae. — Sharpe 91 B, 99: SCl. I. Saururae; SCl. II. Ratitae; SCl. III. Carinatae (inkl. Odontolcae, Stereornithes und Odontotormae). — Haeckel 95: Legio I. Saururae; L. II. Carinatae (inkl. Ichthyornithes); L. III. Ratitae (inkl. Odontolcae).

Vier: Stejneger-Cope 85/89: SCl. I. Saururae (Ornithopappi); SCl. II. Odontotormae (Pteropappi); SCl. III. Odontholcae (Dromaeopappi); SCl. IV. Eurhipidurae mit den Superordines 1) Dromaeognathae (Ratitae und Crypturi), 2) Impennes und 3) Euornithes (übrige Carinatae).

Fünf: Menzbier 87: SCl. I. Saururae; SCl. II. Ratitae (inkl. Odontolcae); SCl. III. Odontotormae; SCl. IV. Eupodornithes (Impennes); SCl. V. Carinatae. — Seebohm 90 B [3]): SCl. I.

---

1) Vergl. Anm. p. 604.

2) Die Odontolcae und Odontotormae werden hier nicht erwähnt.

3) Seebohm's Hauptabteilungen stehen denjenigen der anderen Systematiker im Range nicht gleich, da er die fossilen Formen vernachlässigt und darum der — am meisten abweichenden — Saururae, Odontolcae und Odontotormae keine Erwähnung thut. Seine Subklassen entsprechen darum nur Ordnungen höheren oder mittleren Ranges. Die Anseriformes des Systemes 90 A sind im System 90 B aufgelöst und zum Teil den Galliformes, zum Teil den Ciconiiformes zugeteilt. Aber auch sonst zeigen die gleichnamigen „Subklassen" beider Systeme eine verschiedene Zusammensetzung. — Sharpe 91 A hat im wesentlichen Seebohm's System 90 A übernommen, um sich aber (wie schon erwähnt) noch im gleichen Jahre völlig von diesem zu emancipieren (91 B).

Digitized by Google

Struthioniformes; SCl. II. Galliformes; SCl. III. Ciconiiformes; SCl. IV. Coraciiformes; SCl. V. Passeriformes.

Sechs: Seebohm 90 A [1]): SCl. I. Struthioniformes; SCl. II. Galliformes; SCl. III. Anseriformes; SCl. IV. Coraciiformes: SCl. V. Falconiformes; SCl. VI. Passeriformes.

Aus diesen Systemen hebe ich zur Besprechung die folgenden Hauptabteilungen hervor.

1. Saururae (Archaeornithes) und Ornithurae (Neornithes).

Danach dürfte die separate Stellung von Archaeopteryx als Vertreter einer entweder allen anderen Vögeln gegenüberstehenden oder deren vornehmsten Hauptabteilungen zum mindesten gleichwertigen Subklasse wohl von allen Autoren seit 1888 anerkannt sein. Einige Untersucher um die Wende jener Zeit (Flower 86, Gerstäcker 87, Steinmann und Döderlein 90) sind noch weiter gegangen, indem sie — ähnlich früheren in den Untersuchungen etc. 1888 von mir angegebenen Zoologen — den berühmten Juravogel als Zwischenglied zwischen Reptilien und Vögel stellten [2]). Diesen letzteren Autoren ist in gewissem Sinne auch Hurst (93, 94) anzureihen, der die Behauptung aufstellte, daß Archaeopteryx eine fünffingerige Hand besessen habe, von der das Berliner Exemplar die 3 ersten, das Londoner die 2 letzten Finger zeige; Pycraft (94—96) hat diese Angabe durch die direkte genaue Untersuchung der beiden Exemplare widerlegt und die bisherige allgemeine Annahme einer dreifingerigen Hand der Archaeopteryx bestätigt.

Die Anschauung von der intermediären Stellung der Archaeopteryx zwischen Reptilien und Vögeln wird durch kein ernsthaft zu nehmendes Moment gestützt. Nach wie vor ist festzuhalten, daß sie ein, wenn auch recht primitiver, doch echter Vogel ist. Dames (97) hat auf gewisse Differenzen zwischen dem Berliner und Londoner Exemplar hingewiesen und beide als verschiedene Species der gleichen Gattung unterschieden; dem steht nichts im Wege.

Außer Archaeopteryx ist bekanntlich von Marsh ein zweiter, von dieser, wie es scheint, erheblich abweichender, größerer Juravogel, Laopteryx, nachgewiesen worden, dessen Schädelfragment

---

1) Vergl. Anm. 3 p. 605.

2) Am weitesten ging in dieser Hinsicht Gerstäcker, der Archaeopteryx den Pterosauriern näher stellte als den Vögeln. Das war eine unbegreifliche, mit den Thatsachen in direktem Widerspruche stehende Verirrung.

an Ratiten und Reptilien erinnern soll. Im übrigen ist diese Form zu ungenügend bekannt, um weiteres über sie auszusagen. Aber die bloße Existenz dieser beiden differenten Typen genügt, um zu zeigen, daß im Jura bereits eine größere Divergenz der damals lebenden Vögel zur Ausbildung gekommen war, und um daraus den Schluß zu ziehen, daß schon damals die Entfaltung des Vogelstammes nach Quantität und Qualität eine nicht gerade niedrige Entwickelungsstufe eingenommen hatte. Manches, was um diese Zeit und in früheren geologischen Perioden, sei es nach direkten Resten, sei es nach Fußspuren, als Vogel angesprochen worden war, hat sich bei genauerer Kenntnis als Reptil (Dinosaurier, Pterosaurier) offenbart; das schließt nicht aus, daß in jener und in noch früherer Sekundärzeit zahlreiche andere Vögel lebten, von denen uns nur jetzt die direkten Nachweise noch fehlen.

Ob die Familie der Archaeopterygidae gänzlich ausgestorben ist, oder ob gewisse von den lebenden Vögeln gerade von ihr (und nicht von anderen uns noch völlig unbekannten Juravögeln) abstammen, kann bei der weiten Entfernung, welche Archaeopteryx und die lebenden Ornithurae trennt, und bei dem z. Z. bestehenden gänzlichen Mangel verbindender Zwischenglieder nicht einmal in vorsichtigster Form diskutiert werden; wenn unter anderem auf eventuelle Beziehungen zu Natatores, Rapaces und Columbae hingewiesen wird (Tschan 89), so ist das eine Behauptung ohne jeden Untergrund.

Daß die Vorfahren sämtlicher lebender Vögel im Jura und noch früher zahntragend und wahrscheinlich auch saurur waren, ist sozusagen morphologisches Postulat; ob wir deren Reste jemals zu sehen bekommen, liegt ganz im Schoße der Zukunft. Die Paläornithologie muß noch viel glückliche Loose ziehen, ehe sie an die Entscheidung dieser Frage herantreten kann. Bis dahin ist es nur eine verständige Enthaltung, Archaeopteryx als Vertreter der besonderen, allen anderen postjurassischen Vögeln gegenüberstehenden SCl. Saururae Haeckel (Archaeornithes Gadow) aufzufassen. Im übrigen verweise ich auf die eingehenden Ausführungen in den Untersuchungen etc., 1888.

2. Diskussion der Odontornithes und Euornithes.

Die kretaceischen Zahnvögel, deren Entdeckung und genauere Kenntnis wir Marsh und seinen Assistenten danken (Hauptarbeit 1880), stehen bekanntlich den lebenden Vögeln viel näher als

Digitized by Google

Archaeopteryx und werden, nach ihrem Skelete zu schließen, außer zahlreichen anderen Uebereinstimmungen mit diesen auch bereits eine entsprechende Schwanzbildung besessen haben (Ornithurae Haeckel, Neornithes Gadow). Marsh hat auf die Existenz der Zähne in ihren Kiefern ein so großes Gewicht gelegt, daß er sie mit der gleichfalls zähnetragenden Archaeopteryx zu der Subklasse Odontornithes vereinigte und in dieser die 3 Ordines Odontolcae (Hesperornis und Verwandte), Odontotormae (Ichthyornis, Apatornis u. A.) und Saururae (Archaeopteryx) unterschied; hierbei waren die Bezeichnungen für die beiden ersten Ordnungen nach der Art der Zahneinfügung in die Kiefer gewählt. Mehrere Autoren (s. Untersuchungen 1888) sind ihm in dieser systematischen Wertschätzung des Zahnmerkmales gefolgt, während andere, so Seeley und Dames, demselben nicht die hohe Bedeutung zuzuerkennen vermochten [1]). Ich bin zu den gleichen Anschauungen wie die letztgenannten Morphologen gekommen und habe mich in den Untersuchungen 1888 wiederholt und ausführlich gegen die Bedeutung der Bezahnung als klassifikatorisches Merkmal souveränen Ranges ausgesprochen. Trotz des Fehlens direkter zwingender Beweise haben wir das Recht, auf Grund gesicherter Analogien bei Reptilien und Säugetieren, nach Andeutungen in der Ontogenese lebender Vögel und aus allgemeinen morphologischen Erwägungen anzunehmen, daß sämtliche zahnlosen Vögel (Anodontornithes s. Euornithes s. Rhynchornithes) von bezahnten Vorfahren abstammen, daß somit die Bezahnung an sich kein Merkmal genealogisch abweichender Vogelabteilungen ist, sondern nur ein älteres phylogenetisches Stadium im Entwickelungsgange der Vögel bedeutet. Ich habe demgemäß in meinem Vogelsysteme keine SCl. Odontornithes geführt, sondern — von Archaeopteryx war bereits die Rede — die Odontolcae in die Nähe der Colymbo-Podicipedes gestellt, den Odontotormae aber als Vertretern einer besonderen intermediären Subordo zwischen Pelargornithes und Charadriornithes einen Platz angewiesen. Die gleiche abweisende Stellung gegenüber der SCl. Odontornithes haben auch Menzbier (87) und die meisten auf mich folgenden Autoren eingenommen; nur Brauns (91) tritt für dieselben ein. Stejneger-Cope (85/89)

1) A. Newton unterschied in seinem System von 84/85 die Subklassen I. Saururae; II. Ratitae a) mit Zähnen (worunter Hesperornis), b) ohne Zähne (jetzige Ratitae); III. Carinatae, a) mit Zähnen (worunter Ichthyornis), b) ohne Zähne (jetzige Carinatae), und setzte damit gleichfalls den Rang der Odontornithes herab.

Digitized by Google

und Lydekker (91) haben einen mehr vermittelnden Standpunkt eingenommen, Erstere, indem sie auf die SCl. I. Saururae die SCl. II Odontotormae s. Pteropappi (d. h. Vorfahren der Carinaten) und SCl. III Odontholcae s. Dromaeopappi (d. h. Vorfahren der Ratiten) folgen ließen und ihr System mit der SCl. IV Eurhipidurae (d. h. allen übrigen fächerschwänzigen Vögeln) schlossen, Letzterer, indem er Odontolcae und Odontotormae zusammen den Carinaten einreihte und als Series Odontornithes den zahnlosen Formen derselben (Ser. Euornithes) gegenüberstellte. Von der Mehrzahl der anderen Autoren (Zittel 90, Haeckel 95, Newton 96 u. A.) wurden die Odontolcae den Ratiten, die Odontotormae den Carinaten eingereiht, während einige (z. B. Beddard 98, Sharpe 99) ihnen, ähnlich mir, eine Stellung in der größeren Nachbarschaft carinater Vertreter der recenten Vögel gaben, noch andere bald die Odontolcae allein (Gadow 93, Evans 99: Div. Neornithes Odontolcae), bald nur die Odontotormae (Menzbier 87: SCl. Odontotormae) mit selbständigerem Range führten (darüber s. unten).

3. Diskussion der Ratitae und Carinatae.

Aus viel früherer Zeit datiert die Unterscheidung der Ratitae und Carinatae [1]). Während Linné und die ihm folgenden Ornithologen der alten Schule die Ratiten entweder gemeinsam mit gewissen Carinaten anderen bestehenden Ordnungen einreihten oder ihnen als Ordnungen mittleren Ranges keine besonders markante Stelle unter den übrigen Vögeln gaben, vollzog Merrem (1813) [2]) zuerst die Sonderung der Vögel in die beiden Subklassen der Carinatae und Ratitae, welche Einteilung insbesondere von L'Herminier (27) und Nitzsch (29) [3]) angenommen und weiter aus-

1) Ratitae Merrem, Abnormales de Blainville, Homalosternii Blanchard, Platysternii Nitzsch, Platycoracoideae Fürbringer; — Carinatae Merrem, Normales de Blainville, Tropidosternii Blanchard, Acrocoracoidei Fürbringer.

2) Indessen sei nicht übersehen, daß schon Möhring (1752) eine schärfere Scheidung in diesem Sinne vollzog, indem er die Ratiten (allerdings vermengt mit Didus und Otis) als Brachypterae zusammenfaßte und den in 3 andere Klassen verteilten flugfähigen Vögeln gegenüberstellte.

3) Es ist bemerkenswert, daß Nitzsch 1829 Merrem's Einteilung folgte, jedoch in seiner später von Burmeister herausgegebenen Pterylographie (40) wieder der alten Einteilung folgte.

geführt, von HUXLEY (67) in seiner berühmten Classification of Birds tiefer fundiert und unter Berücksichtigung anderer Strukturen breiter ausgebaut wurde. Damit wurde die Scheidung der lebenden Vögel in Ratitae und Carinatae zur herrschenden. Doch fehlte es nicht an Autoren, welche sich gegenüber der Aufstellung dieser beiden Hauptabteilungen ablehnend verhielten. Dies gilt unter anderen für CARUS (68), GRAY (69/71) und GARROD (73/74), welche die Ratiten als bloße Ordnung (Brevipennes CARUS, Struthiones GRAY) zwischen die Oo. Rasores und Grallae stellten oder nur als Cohors Struthiones mit der Coh. Gallinaceae zum O. Galliformes (GARROD) verbanden. Hierbei wurden zugleich die Crypturi (Dromaeognathae HUXLEY, der sie aber nicht von den Carinaten abtrennte) von GRAY und GARROD dem O. resp. der Coh. Struthiones eingereiht, und diese Verbindung der Crypturi und Ratitae wurde auch später von STEJNEGER-COPE (Superordo Dromaeognathae, 85/89) und PYCRAFT (Grade Palaeognathae, 1900) festgehalten.

Bei der von MERREM inaugurierten Scheidung zwischen Carinaten und Ratiten spielte die Beschaffenheit des Sternums (mit oder ohne Crista) und damit zusammenhängend die Fähigkeit oder Unfähigkeit zum Fluge das wesentliche Differentialmerkmal. HUXLEY fügte diesen eine weitere Anzahl von Charakteren, vor allem die Bildung des Kiefergaumenapparates und des Quadratum hinzu, wodurch die Ratiten den Carinaten gegenüber eine scharf gesonderte und zugleich tiefere, primitivere Stellung einnehmen [1]). Das ergab für die Genealogie der Vögel zweierlei Direktiven. Diejenigen, welche den Schwerpunkt auf das primitivere morphologische Verhalten legten, kamen zu dem Schlusse, daß die Ratiten die tieferstehenden, älteren Vögel seien, die einerseits vielleicht von reptilischen Vorfahren nach Art der Dinosaurier abstammten, andererseits aber den Carinaten unter Ausbildung der Flugfähigkeit und Steigerung der sonstigen Eigenschaften Ursprung gaben; Andere (so namentlich COPE, MIVART, WIEDERSHEIM, VOGT), welchen die Differenz der beiden Abteilungen als das Wesentliche erschien, gingen selbst so weit, die Scheidung zwischen Ratiten und Carinaten bis unter die Wurzel der Vogelklasse zu ziehen und danach einen diphyletischen Ursprung der Vögel anzunehmen,

1) Ich fand in dem Vorhandensein und Fehlen des Acrocoracoids ein relativ beständigeres (aber auch nicht absolutes) Differentialmerkmal gegenüber dem Verhalten der Crista.

Digitized by

der Ratiten von dinosaurierartigen, der Carinaten von pterosaurierähnlichen oder anders gearteten Vorfahren.

Diesen, in ihrer extremen Gestaltung von HUXLEY gewiß nicht beabsichtigten Genealogisierungsversuchen erwuchs eine Gegnerschaft, die zu dem Schlusse gelangte, daß umgekehrt die Ratiten in ihrer Flugfähigkeit degenerierte, somit von carinaten Formen ableitbare Vögel seien. Dies wurde bereits von OWEN (66) als möglich hingestellt, danach von T. J. PARKER, GADOW und mir weiter bearbeitet. T. J. PARKER gebührt das Verdienst, hier zielbewußt die Initiative ergriffen zu haben (82); ich konnte in den Untersuchungen (88) dank dem von mir behandelten Gebiete eine große Zahl von beweisenden Instanzen zu Gunsten dieser Anschauung herbeibringen und habe ich mich sehr eingehend dahin geäußert, daß die Vögel, welche als Ratiten zusammengefaßt werden, untereinander mehr differieren als die verschiedenen Vertreter der sog. Carinaten, daß sie im ganzen eine primitivere Organisation besitzen als die lebenden Carinaten, und daß sie von carinaten, flugfähigen Vögeln unter Degeneration des Flugvermögens abzuleiten seien, aber nicht von solchen, welche den recenten hochentwickelten Carinaten (Deuteroptenornithes) gleichen, sondern von primitiveren Flugvögeln (Protoptenornithes)[1]) aus früheren geologischen Perioden. Daraus folge aber, daß sie keine homogene, monophyletische Abteilung bildeten, sondern eine heterogene, polyphyletische Versammlung[2]), die darum aufzulösen und zwischen den anderen (carinaten) Vögeln zu verteilen sei. Dieser Versuch der Verteilung wurde auch von mir gemacht, selbstverständlich bei der großen Schwierigkeit der Lösung und bei der bisherigen Unzulänglichkeit unseres (namentlich paläontologischen) Materiales mit aller Reserve und in hypothetischer Form.

Die von mir gegebenen Begründungen hinsichtlich der Ableitung der ratiten Vögel von flugfähigeren Vorfahren sind großenteils angenommen worden[3]); T. J. PARKER (91) und GADOW (93)

1) Protocarinatae T. J. PARKER's.

2) Selbstverständlich ist hierbei nur an einen polyphyletischen Ursprung der verschiedenen „Ratiten" von bereits den Ornithurae angehörigen Protocarinaten zu denken. Die Annahme eines polyphyletischen Ausganges der Ratiten bis zur Wurzel der Vögel oder gar darüber hinaus lag und liegt mir ganz fern. Auf die Möglichkeit einer Zurückführung der Ratiten auf verschiedene Carinaten ist übrigens schon von OWEN (66) hingewiesen worden.

3) DAMES (97), in dieser Ableitung mir durchaus zustimmend, kommt zugleich zu der Behauptung, daß die Ratiten keine primi-

haben noch neue Argumente hinzugefügt. Dagegen fand die Auflösung der ratiten Versammlung weniger Anklang. Einige Autoren [wie z. B. Zittel 90, Gadow 93 [1]), T. J. Parker 93/94, Haeckel 95, Pycraft 1900 [1])] haben mir bezüglich der polyphyletischen Abstammung der Ratiten im ganzen zugestimmt [2]), sind aber teils darin nicht so weit gegangen wie ich, teils haben sie es aus praktisch-taxonomischen Gründen (Gadow) für geraten erachtet, die Abteilung der Ratiten (noch provisorisch: Haeckel) beizubehalten; die anderen [so namentlich Sharpe 91, 99, Lydekker 91, Gadow 93 [1]), Newton 96, Beddard 98, Evans 99, Pycraft 1900 [1])] sind nach wie vor der Annahme einer monophyletischen Abstammung und einer mehr einheitlichen Auffassung der Ratiten zugeneigt.

Die von Gray, Garrod, Stejneger und Pycraft vollzogene Verbindung der Crypturi mit den Ratiten wurde namentlich von

---

tiven Vögel seien, da namentlich auch dafür der paläontologische Beweis einer früheren geologischen Existenz fehle. Wenn damit gesagt sein soll, daß die Ratiten nicht tiefer ständen als die meisten Carinaten, so kann ich dem nicht beistimmen. Der direkte paläontologische Beweis fehlt bei der Mangelhaftigkeit des geringen, uns bisher bekannten paläontologischen Materiales allerdings zur Zeit; die morphologische Untersuchung zeigt uns aber mit hinreichender Sicherheit, daß die bekannten Ratiten in der Hauptsache tiefer stehen als die bekannten Carinaten, und läßt uns hoffen, daß es glücklichen paläontologischen Funden in der Zukunft gelingen wird, die jetzt noch nicht bewiesene Existenz dereinst ad oculos zu demonstrieren.

1) Gadow (93) zieht die Grenzen der Abstammung der Ratiten viel enger als ich, indem er sie sämtlich von den Vorfahren der Crypturi-, Grui- und Galliformes ableitet, aber den verschiedenen örtlichen Verhältnissen bei ihrer divergenten Ausbildung eine bestimmende Rolle zuschreibt, und kommt zu dem Schlusse, daß man die Ratiten nicht entwickelungsgeschichtlich oder verwandtschaftlich, sondern aus praktisch-taxonomischen Gründen als eine abgerundete Abteilung betrachten könne. Er kann somit als Vertreter sowohl einer monophyletischen als polyphyletischen Abstammung betrachtet werden, weshalb ich ihn im Texte doppelt anführte. Pycraft (1900) tritt auf p. 264 und 265 seiner Arbeit für einen polyphyletischen (wahrscheinlich triphyletischen) Ursprung ein, giebt sich aber auf p. 266 als Anhänger von Gadow's monophyletischer Anschauung zu erkennen (möglicherweise liegt hierbei auch ein Druckfehler vor; sein Stammbaum illustriert einen pentaphyletischen Ursprung).

2) Auch Dames (97), Lucas (98), Eastman (98) und Mercerat (99) sind hier noch anzuführen.

dem letztgenannten Autor zur tiefgehenden Scheidung der Vögel durchgeführt, indem derselbe die Ornithurae s. Neornithes in die beiden Hauptabteilungen der Palaeognathae (Ratitae + Tinami) und Neognathae (Carinatae exkl. Tinami) trennte.

Ich habe an der Hand der neueren Litteratur seit 1888 die Frage der Abstammung und Verteilung der Ratiten nochmals erwogen, bin aber nicht in der Lage, meine damals ausgesprochenen Anschauungen wesentlich zu ändern. Das, was gemeinhin als die verschiedenen Vertreter der Ratiten verbindende Merkmale angeführt wird, ist m. E. für die einheitliche und monophyletische Stellung der Ratiten gegenüber den Carinaten nicht beweisend. Zahlreiche Charaktere teilen sie mit letzteren, und zwar mit Auswahl, so daß gewisse Vertreter der Ratiten mit gewissen Carinaten in dieser oder jener Hinsicht nähere Berührungspunkte darbieten als mit anderen Vertretern der Ratiten. Brustschulterapparat und vordere Extremität zeigen, oberflächlich betrachtet, eine Anzahl von Eigenschaften, welche die verschiedenen Ratiten miteinander verbinden und den Carinaten gegenüberstellen; die genauere Untersuchung lehrt aber, wie sehr erheblich auch in dieser Hinsicht die Differenzen innerhalb der Ratiten, wie wenig scharf so manche Grenzen gegenüber den Carinaten sind, — und jedes dieser Merkmale beweist, wie hier die Anpassung an die gleiche Rückbildung der Flugleistungen der zur scheinbaren Uebereinstimmung (Konvergenz-Analogie) heranzüchtende Faktor war. Entsprechendes gilt für das Becken und die hintere Extremität, die im Gegensatze zur Reduktion der vorderen Extremität zur höheren Ausbildung des Laufvermögens und der diesem dienenden morphologischen Elemente führte. Ueberall zugleich bieten sich bei den Ratiten primitivere Ausgänge der morphologischen Umbildungen dar und bezeugen deren tiefere Stellung gegenüber den Carinaten. Die Schädelmerkmale zeigen mit ihrer Dromäognathie, dem Verhalten ihrer Processus basipterygoidei und der einfachen proximalen Artikulationsfläche ihres Quadratums gleichfalls Besonderheiten, welche im großen und ganzen die primitivere Konfiguration zum Ausdruck bringen, aber auch vereinzelten Carinaten zukommen und einer weitgehenden Divergenz innerhalb des ratiten Bereiches Spielraum geben. Das Gleiche zeigt die Muskulatur der Ratiten: allenthalben hervorleuchtend aus dem nivellierenden Einflusse der sekundären Konvergenzen die ausdrucksvollen Züge primärer markanter Differenzen zwischen den einzelenn Vertretern, und wieder, bald da, bald dort, überraschende Anklänge an diese

Digitized by Google

oder jene Abteilung der Carinaten. Gerade in der Myologie, mehr noch als in der Osteologie, erheben sich sehr beredte Stimmen gegen ein Einzwängen in zu enge Grenzen und sprechen zugleich von Verwandtschaften weit über jene Grenzen hinaus. Nicht minder die übrigen Systeme: Integument, Nervensystem, Sinnesorgane, splanchnologische und angiologische Konfigurationen offenbaren im wesentlichen ein primitiveres Verhalten und damit mancherlei Aehnlichkeiten der einzelnen Ratiten untereinander, welche aber meist nur die gleiche niedrige Stufe der Entwickelung bekunden, nicht aber die gleiche specifische Qualität, denn auch hier treten auf der einen Seite große Differenzen, auf der anderen mancherlei Anklänge an carinate Verhältnisse zu Tage. Ich verweise im übrigen auf die Untersuchungen 1888, sowie auf die morphologischen Zusammenstellungen von Gadow (93), Beddard (98) und Pycraft (1900), aus denen der prüfende Leser gar vieles herauszulesen vermag, was nicht zu Ungunsten der von mir 1888 dargelegten genealogischen Beziehungen spricht.

Struthio und Rhea sind gegenüber den anderen Ratiten durchaus singuläre Formen, und es scheint mir unmöglich, daß diese beiden mit ihren vielen Zügen besonderer Konformationen, mit ihren für ratite Verhältnisse ungemein schlanken Flügeln und langen Oberarmen aus der gleichen Wurzel stammen sollten wie die übrigen brevihumeralen Ratiten und die verhältnismäßig brevihumeralen Carinaten aus den Abteilungen der Crypturi, Galli und Fulicariae. Nur longihumerale Protocarinaten mit Flügeln von der Größe, wie die Pelargornithes, Procellariae, gewisse Charadriornithes und einzelne Grues sie aufweisen, können ihre flugfähigen Vorfahren gewesen sein [1]).

Wie schon erwähnt, habe ich mich 1888 mit größter Reserve und Vorsicht hinsichtlich der weitgehenden Folgerungen in dieser Frage geäußert. Diese vorsichtige und hypothetische Form möchte ich auch jetzt nicht abgeschwächt, sondern eher verstärkt zum

1) Selbstverständlich habe ich nie daran gedacht, irgend eine von diesen Abteilungen der Carinaten als Ausgänge für Rhea und Struthio anzunehmen. Die besondere Ausbildung beider erfolgte, ehe noch diese Carinaten zur specifischen Differenzierung gekommen waren; aber wenn irgendwo, so liefen in jenem Stammgebiete die Fasern, welche — unter extremer Divergenz der Differenzierung — einerseits zu den beiden longihumeralen Ratiten, andererseits in weit höherem Aufschwunge zu den erwähnten Carinaten-Abteilungen führten.

Ausdruck bringen. Von sicheren direkten und handgreiflichen Beweisen, die nur diese oder jene Möglichkeit zulassen und einen jeden überzeugen müssen, kann noch nicht gesprochen werden; die ganze paläontologische Vorgeschichte der Ratiten ist, von wenigen nicht viel bedeutenden Ausnahmen abgesehen, noch völlig in Dunkel gehüllt. Keine noch so lange und treue Arbeit mit den zur Zeit vorliegenden Materialien wird uns zum Ziele führen; nur große und glückliche paläontologische Funde können die Forschung heben und beleben. Vielleicht mögen auch vergleichend-ontogenetische Untersuchungen hier manches fördern; doch rate ich, die Erwartungen in dieser Hinsicht nicht zu hoch zu spannen, — sie könnten sonst übel enttäuscht werden.

Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnis dürfte die Entscheidung für und wider mehr Sache des subjektiven Gefühles und Mutes, als der objektiv gesicherten, von jedem unbedingte Anerkennung fordernden Erkenntnis sein.

Wer nicht wagt, die Sammelgruppe der Ratiten trotz ihrer polyphyletischen Abstammung aufzulösen, der lasse sie beisammen, und sei es auch nur aus praktischen Utilitätsgründen. Damit ist zugleich ein gewisses Ziel, ein vorläufiger Abschluß des Systemes erreicht, welcher denjenigen, welche greifbare Resultate sehen und auf der gewonnenen Etappe zunächst verweilen wollen, zur Beruhigung und zum ruhigen Ausschau für die Arbeit der Zukunft dienen mag. Wen aber der Drang nach Erkenntnis mächtiger treibt, wer in den vielen Wenn und Aber, welche der glatten und sauberen Abrundung der beiden Hauptabteilungen der Ratiten und Carinaten im Wege stehen, Instanzen erblickt, die zu rastloser Fragestellung und Forschung anregen, der freilich kann sich des bisher Errungenen nicht freuen, sondern muß weiter streben, auch auf die Gefahr hin, auf seinem Wege zum Ziele gar oft zu straucheln.

Ich finde in keiner Ausführung der Autoren nach 1888 einen Anlaß zum Aufgeben meiner damals ausgesprochenen Anschauungen.

Ueber die angegebene Vereinigung der Crypturi mit den Ratiten zu den Dromaeognathae (Stejneger) oder Palaeognathae (Pycraft) werde ich mich weiter unten äußern.

4. Andere aufgestellte Hauptabteilungen.

Ich diskutiere hier die Eurhipidurae, Impennes s. Eupodornithes, Stereornithes, Homalogonatae und Anomalogonatae.

Digitized by Google

a) Eurhipidurae.

In der Subklasse Eurhipidurae[1]) wurde von Stejneger-Cope (85/89) die überwältigende Mehrheit der Vögel, d. h. sämtliche Vögel nach Abzug der Saururae, Odontotormae und Odontholcae, zusammengefaßt, während A. Newton (96) in ihnen alle Ornithurae nach Ausscheidung der Stereornithes, Diatryma, Gastornis etc. vereinigte. Die Subklasse enthält somit nach Stejneger-Cope alle postkretaceischen Vögel, nach Newton alle recenten Vögel und diejenigen fossilen, welche zu den lebenden in näheren Beziehungen stehen. Auf Grund unserer Kenntnis der Relationen der Odontotormae und Odontolcae zu den übrigen Vögeln erscheint mir die Aufstellung der besonderen SCl. Eurhipidurae als unnötig, und Newton selbst, wenn ich ihn recht verstehe, zieht in der Anmerkung zu dem betreffenden Texte seiner Introduction (96) gleichfalls diese Hauptabteilung ein, nachdem er durch die neueren Untersuchungen von Andrews und Gadow (96) die Ueberzeugung gewonnen, daß die Stereornithes und Verwandten keine so singuläre Stellung in der Reihe der Vögel einnehmen, wie zuerst vermutet wurde.

b) Stereornithes.

Als besonderer O. Stereornithes wurde 1891 von Moreno und Mercerat eine Gruppe fossiler Vögel aus den oberen oligocänen und unteren miocänen Schichten Patagoniens zusammengefaßt, welche sich vornehmlich durch eine massige und kompakte Beschaffenheit ihrer Knochen und zum Teil durch eine ungewöhnliche Größe ihrer Schädel vor allen anderen bisher bekannten Vögeln kennzeichneten; einige von ihnen erwiesen sich gegenüber den lebenden Ratiten als Riesen. Moreno und Mercerat gaben ihnen zumeist eine Stellung zwischen Anseres, Herodiones und Accipitres, Ameghino (91) faßte sie dagegen als Ratiten auf. Von Lydekker, Gadow u. A. wurde danach auf gewisse Uebereinstimmungen mit Gastornis aus dem europäischen unteren Eocän hingewiesen, und Gadow (93) vereinigte mit ihnen, gleichfalls unter der Bezeichnung Stereornithes, die europäischen Remiornis, Dasornis und Gastornis sowie die amerikanische Diatryma, sämtlich aus dem Eocän. Lydekker (93, 94) ließ unentschieden, ob sie eine besondere

1) Fächerschwänzige Vögel, eine von Gill eingeführte Bezeichnung.

Subklasse oder nur Ordnung repräsentierten, und stellte sie 93 zu den Ratiten, 94 (auf Grund der doppelten proximalen Gelenkfläche des Quadratums) zu den Carinaten; Gadow setzte seine Gruppe Stereornithes den Ratitae (s. str.) gegenüber und vereinigte beide zu der Division Neornithes Ratitae (s. lat.). Newton (96, Text) übernahm die Gadow'sche Gruppe Stereornithes als den Eurhipidurae gleichwertig und verband beide zu den Ornithurae.

Die mit 1895 begonnenen genaueren Untersuchungen der fossilen Reste der Stereornithes (Ameghino, Lucas, Gadow, Mercerat und namentlich Andrews) haben ergeben, daß dieselben eine so abgesonderte Stellung im System nicht beanspruchen können, wie ihnen bisher zuerkannt wurde, sondern daß sie vielmehr ein Gemisch recht heterogener Vögel darstellen, die sich — wie dies auch von vornherein nach ihrem späten geologischen Alter zu erwarten war — auf recente Abteilungen als mehr oder minder nahe Verwandte derselben beziehen lassen [1]). Andrews, Gadow und Newton haben denn auch nicht gesäumt, die Abteilung Stereornithes aufzulösen, und wenn sie auch noch neuerdings z. B. von Evans (99) und Sharpe (99) geführt wird, von ersterem mit doppeltem Fragezeichen, so drückt Evans damit wohl nur eine historische Reminiscenz aus, während Sharpe den Begriff Stere-

1) Nach dem neueren Stande unserer Kenntnis (vergl. auch Sharpe 99 und Andreae's Referat im N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal., 99) ist die überwiegende Mehrzahl derselben (Phororhacos Ameghino mit seinen vielen Synonymen, ferner Pelecyornis Amegh., Brontornis Moreno et Mercerat, Liornis Amegh., Callornis Amegh., Physornis Amegh., Lophiornis Amegh., Ameghinia (Pseudolarus Amegh.), Staphylornis Moreno et Mercerat, Opisthodactylus Amegh.) bei oder in der Nähe der Gruiformes (speciell neben den Psophiidae und Cariamidae) untergebracht. Die übrigen patagonischen Reste werden den Rheae (Rhea), Anseres (Alopochen Stejn., Eoneornis Amegh., Eutelornis Amegh., Loxornis Amegh.), Pelargo-Herodii (Protibis Amegh.), Falconidae (Thegornis Amegh.), Steganopodes (Liptornis Amegh.), Impennes (Palaeospheniscus Moreno et Mercerat, Paraptenodytes Amegh., Cladornis Amegh.), Laro-Limicolae (Pseudosterna Mercerat), Ralli (Euryonotus Mercerat), Crypturi (Nothura) und Striges (Badiostes Amegh.) zugerechnet oder in ihre Nähe gestellt. Abweichende Anschauungen betreffs des am genauesten bekannten Phororhacos vertritt Mercerat (99), indem er in diesem eine Mittelform zwischen Anseres, Herodiones und Cathartae erblickt und darum den Pelargornithes zurechnet. Vermutlich werden fortgesetzte Funde und Untersuchungen noch manche Aenderung ergeben.

ornithes auf eine besondere, den Gruiformes verwandte Abteilung derselben beschränkt.

Die eingehende Untersuchung aller bekannten Reste der Stereornithes ist übrigens noch Desiderat.

c) Impennes s. Eupodornithes.

Die eigenartige Konfiguration der Pinguine ist bereits seit alter Zeit aufgefallen und hat namentlich Geoffroy St. Hilaire und Le Maout 1855 dazu geführt, sie zur Subclassis Impennes zu erheben und die damals bekannten Vögel in die 3 Scl. der Impennes, Rudipennes (= Ratitae und Didus) und Alipennes (= Carinatae) zu verteilen. Zu ähnlicher Anschauung gelangte Menzbier (87), indem dieser sie gleichfalls zur Scl. Eupodornithes erhob, aber nicht an den Anfang der Vogelklasse, sondern als 4. von seinen 5 Subklassen zwischen die Scl. Odontotormae und die Scl. Carinatae stellte. Auch Stejneger (85) und der ihm darin folgende Cope (89) wiesen ihnen einen hohen Rang zu, indem sie ihre 4. und letzte Scl. Eurhipidurae der Vögel in die Superordines Dromaeognathae (Ratitae), Impennes und Euornithes (alle übrigen Carinatae) sonderten. Eine separierte Stellung, mindestens als selbständige Ordnung, die sich frühzeitig vom Vogelstamme abgelöst habe, wird ihnen auch von Watson (83), Studer (89) und Shufeldt (1901: „Supersuborder") zuerkannt.

Es ist leicht erklärlich, wie die genannten Autoren zu diesen Anschauungen gelangen konnten, denn die Besonderheiten der Impennes im Skeletsystem und in der Befiederung, d. h. den bei ihnen hauptsächlich untersuchten Organsystemen, sind sehr in die Augen springende.

Die genauere und eingehendere Vergleichung mit den benachbarten Abteilungen, namentlich unter gleichzeitiger Berücksichtigung der myologischen und splanchnologischen Merkmale, zeigt indessen, daß die ihnen angewiesene separate Stellung keine natürliche, sondern eine künstliche ist, die auf eine einseitige Berücksichtigung und Hervorkehrung der osteologischen und pterylotischen Konfigurationen und auf eine morphologische Ueberschätzung gewisser, allerdings recht auffallender sekundärer Anpassungen dieser Abteilung aufgebaut wurde und der Gesamtheit der Organisation nicht genügend Rechnung trägt. Die wahren genealogischen Relationen der Impennes wurzeln in der Verwandtschaft mit den Tubinares (s. weiter unten bei Besprechung der Abteilungen mittleren Ranges).

Digitized by Google

d) Homalogonatae und Anomalogonatae.

Die hier gegebenen Hauptabteilungen werden durch die Anwesenheit oder Abwesenheit des M. ambiens zusammengehalten; die tieferstehenden Vögel besitzen diesen auch bei Reptilien zu beobachtenden Muskel noch, die höheren haben ihn verloren. Doch hat bereits Garrod (74), der dieses Merkmal für klassifikatorische Zwecke verwertete und die beiden Gruppen der Homalogonatae und Anomalogonatae in das Vogelsystem einführte, angegeben, daß die Existenz des Muskels keineswegs ein durchgreifendes Merkmal für die Homalogonatae darstellt, sondern daß er nicht nur einzelnen Vertretern derselben (selbst mit individuellen Schwankungen), sondern auch ganzen Gruppen derselben fehlt, und die Zahl der 1888 bekannten Ausnahmen ist durch weitere Untersuchungen im Laufe der letzten Jahre vermehrt worden (Mitchell 94, Beddard 96, 98). Ferner fällt die zwischen Homalogonatae und Anomalogonatae gezogene Grenze hinein in die Coracornithes, indem sie deren tiefste Vertreter, die Musophagae und Cuculi, von dem Gros der anderen abtrennt. Wenn es auch gemeinhin heißt, daß die Ausnahme die Regel bestätigt, so ist doch das Schwanken dieses Merkmales ein so weitgehendes, daß ihm eine so ausschlaggebende klassifikatorische Bedeutung nicht zugesprochen werden kann (vergl. auch Untersuchungen 88 und Gadow 93). Immerhin ist das phylogenetische Verhalten dieses Muskels bei den Vögeln ein sehr interessantes, so daß er, auf das rechte Maß zurückgeführt, zu systematischen Zwecken mit großem Nutzen verwendet werden kann und jedenfalls mehr bedeutet als viele in alter Zeit eingeführte äußerliche Merkmale. Beddard (98) hat die Garrod'sche Einteilung — in wenig markanter Weise — wieder aufgenommen, ohne zu verkennen, daß von einer exakten Durchführung des Ambiens-Merkmales im System keine Rede sein kann.

II. Abteilungen mittleren Ranges (Ordines s. str., Subordines, Gentes s. Superfamiliae, Familiae).

Die Kenntnis der verschiedenen Abteilungen mittleren Ranges von den Ordnungen s. str. bis herab zu den Familien hat seit 1888 manche Bereicherung erfahren; das Meiste bleibt aber nach wie vor noch zu thun.

Digitized by Google

Auf jedes Detail verzichtend und hauptsächlich die Stellung der Familien als Ganzes im Auge behaltend, beginne ich aus praktischen Gründen provisorisch mit den Abteilungen, welche nach Merrem's und namentlich Huxley's Vorgange von der Mehrzahl der Ornithologen als Ratiten zusammengefaßt werden (s. p. 609 f.).

Ich hatte 1888 die gemeinhin als „Ratitae" angesprochene Versammlung fossiler und lebender Vögel aufgelöst und in den für sich stehenden Ordo Struthiornithes (Subordo Struthioniformes, Gens Struthiones, Familia Struthionidae), O. Rheornithes (SO. Rheiformes, G. Rheae, F. Rheidae), O. Hippalectryornithes (SO. Casuariiformes, G. Casuarii mit den Ff. Dromaeidae, Casuariidae und Dromornithidae), SO. Aepyornithiformes (G. Aepyornithes, F. Aepyornithidae) und den dem O. Alectorornithes unterstellten SO. Apterygiformes (G. Apteryges mit den Ff. Apterygidae und Dinornithidae) verteilt. Ferner hatte ich die Odontolcae (Hesperornis und Verwandte) als G. Hesperornithes (F. Hesperornithidae) dem SO. Podicipediformes und Gastornis mit den ihm ähnlichen Vogelresten (G. Gastornithes, F. Gastornithidae) dem SO. Anseriformes eingereiht. Hinsichtlich Macrornis, Megalornis, Dasyornis, Diatryma und Laopteryx enthielt ich mich bei dem noch ganz ungenügenden Stande unserer Kenntnis der spärlichen Fragmente derselben jeder bestimmten systematischen Folgerung. Bezüglich des Näheren verweise ich auf den ausführlichen Text der Untersuchungen 88 und der ihm beigegebenen Abbildungen (Stammbäume und Stammbaumdurchschnitte).

Seit dieser Zeit ist namentlich die Kenntnis der Aepyornithidae und Dinornithidae durch zahlreiche neue Funde bereichert worden. Auch die lebenden Ratiten wurden wiederholt untersucht. Endlich wurden Fragmente neuer Genera (Coniornis Marsh aus der nordamerikanischen Kreide, Barornis Marsh aus dem nordamerikanischen Eocän, Genyornis Stirling et Zietz aus dem australischen Pleistocän, Hypselornis Lydekker aus dem indischen Pliocän) gefunden, von denen Coniornis neben Hesperornis, Genyornis neben Dromornis, Hypselornis neben Casuarius und Barornis in die Nähe von Rhea, Diatryma und Gastornis gestellt wurde [1]).

1) Auch Mesembryornis Moreno et Mercerat aus dem patagonischen Miocän gehört eventuell hierher, doch scheint ihre Stellung noch eine ganz dubiöse zu sein; die Einen rechnen sie möglicherweise zu den Rheiformes, die Anderen betrachten sie als bloßes Synonym zu Phororhacos (Gruiformes).

Ueber die gegenseitigen Beziehungen aller dieser verschiedenen, der altbekannten und der neuentdeckten, „Ratitae“ haben sich zahlreiche Ornithologen und Morphologen, von denen ich namentlich LYDEKKER, GADOW, T. J. PARKER und PYCRAFT hervorhebe, geäußert und sind zu voneinander recht abweichenden Auffassungen gekommen; T. J. PARKER's Anschauungen (93/95) stehen den meinigen am nächsten.

G. *Struthiones*, F. Struthionidae. Nach den in den Untersuchungen etc. 1888 gegebenen Begründungen und Ausführungen nehmen die longihumeralen Struthiones unter allen Vögeln eine völlig isolierte Stellung, auch gegenüber den ihnen äußerlich ähnlichen longihumeralen Rheae, namentlich aber allen brevihumeralen Ratiten gegenüber ein. In ihrer Organisation vermischen sich sehr primitive Merkmale mit Zügen eigenartiger und ziemlich weit vorgeschrittener Differenzierung und Specialisierung. Dementsprechend ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß sie sich von allen Ratiten am frühesten und tiefsten von dem alten Stocke der Vögel abgelöst haben und in ihrem langen isolierten Leben unter Umbildung aus ursprünglichen langflügeligen Fliegern von mäßiger Größe zu ihrer jetzigen einseitigen Ausbildung gelangt sind. In welcher Carinaten-Vorfahren Nähe die Ahnen der Struthiones sich befanden, entzieht sich unserer Kenntnis; jedenfalls aber standen sie den Vorfahren der Pelargornithes weniger fern als denen der Ralliformes und Alectorornithes. Für den Genealogen sind die primitiven Züge selbstverständlich von unvergleichlich höherer Bedeutung als die sekundären. T. J. PARKER (93/95) ist nach dem von ihm aufgestellten System und abgebildeten Stammbaum im wesentlichen zu dem gleichen Resultate gekommen. LYDEKKER (91), der in seinem systematischen Verzeichnis die Ratiten auf die Carinaten folgen läßt, stellt Struthio an die Spitze der ersteren. NEWTON (96) führt ihn als Vertreter einer besonderen Ordnung auf, erwähnt, daß die Anschauungen über die relativ hohe oder relativ tiefe Stellung von Struthio sehr geteilt seien, giebt aber bezüglich dieser Frage keine eigene Entscheidung. BEDDARD (98) und PYCRAFT (99) erheben gegen die Annahme einer sehr primitiven Stellung Widerspruch; letzterer betont, daß er höher stehe als Dromaeus, und läßt zugleich auf dem von ihm konstruierten Stammbaume Struthiones und Casuarii gemeinsam, aber von den übrigen Ratitae resp. Palaeognathae separiert, entspringen und

Digitized by Google

sich erst nach geraumem Verlaufe voneinander trennen. Burckhardt (93) dagegen statuiert — in gewissem Anklange an v. Nathusius — nicht so ferne Beziehungen zu den Aepyornithidae. — Ich werde durch keine der erwähnten Ausführungen veranlaßt, meine 1888 ausgesprochenen Anschauungen über die Stellung von Struthio als Vertreter des isolierten O. **Struthiornithes**, SO. **Struthioniformes**, zu ändern. Hinsichtlich der von Pycraft betonten näheren Beziehungen zu den Casuarii stehe ich diesem Autor so fern wie möglich.

G. *Rheae*, F. Rheidae. Die südamerikanischen, gleichfalls longihumeralen Strauße bieten in ihrem Habitus, in der Länge ihrer Flügel und in verschiedenen äußeren Konfigurationen eine leidlich große Aehnlichkeit mit den afrikanischen Struthiones dar; die genauere anatomische Untersuchung ergiebt jedoch in den meisten Organsystemen so große und tiefgehende Abweichungen, daß nicht daran gedacht werden kann, beide als Verwandte zu betrachten. Augenscheinlich nehmen auch die Rheae eine höhere Entwickelungsstufe als die Struthiones ein und lassen darauf schließen, daß sie sich später und höher als diese von dem primitiven Vogelstocke abgelöst haben; sie sind die am höchsten stehenden Ratiten und bieten noch zahlreiche, an die einstmalige ptenornithische Beschaffenheit erinnernde Züge dar. Von den brevihumeralen Ratiten stehen sie womöglich noch ferner. Unter ausführlicher Darlegung dieser Verhältnisse, wobei auch ganz überraschender, eigentümlicher Differenzierungen zu gedenken war, habe ich sie 1888 als Vertreter des O. **Rheornithes**, SO. **Rheiformes**, aufgefaßt, von einstmaligen langflügeligen Flugvögeln abgeleitet und diese Vorfahren gleichfalls weit entfernt von der Wurzel der Alectorornithes und Ralliformes und mehr in die Nähe derjenigen der Pelargornithes und Palamedeaeformes gestellt [1]). Mit dieser Anschauung der isolierten und ziemlich hohen Stellung der Rheae lassen sich die von T. J. Parker und Pycraft gegebenen Stammbäume, sowie die Angaben von Sharpe, Salvadori und Newton, welche Rhea sämtlich als Vertreter einer besonderen Ordnung auffassen, vereinigen. Andere Autoren, wie früher Huxley (71), Mivart (77), Sclater (80), Milne-Edwards et Grandidier (79/85), neuerdings Eastman (98), haben nähere Be-

1) Entfernte Beziehungen zu dem Stamme der Gruiformes sollen dabei nicht gänzlich geleugnet werden.

ziehungen und eine gemeinsame Abzweigung der Struthiones und Rheae angenommen, wobei MIVART Dromaeus als Ausgang für beide annahm, EASTMAN die geographische Lücke zwischen ihnen durch den paläarktischen Struthiolithus und die nearktische Diatryma auszufüllen suchte. v. NATHUSIUS fand, daß die Eischalen von Rhea und Dinornis nicht mehr voneinander abwichen als die von zwei verschiedenen Species. PYCRAFT wies auf gewisse kraniologische Uebereinstimmungen von Rhea mit Crypturus hin. HUTTON (91, 93) endlich stellte die Hypothese auf, daß Crypturus den Ausgangspunkt für die Rheidae und Dinornithidae bildete. — Den vereinzelten osteologischen Aehnlichkeiten steht ein Heer von einschneidenden Differenzen gegenüber; die Uebereinstimmung in der Eischalenstruktur liefert nur den Beweis, daß diese ein mit großer Vorsicht für genealogische Folgerungen zu gebrauchendes, im vorliegenden Falle aber ganz verhängnisvolles systematisches Merkmal bildet. Alle diese Annahmen über besondere Zusammenhänge mit Struthio kann ich nicht teilen. Von Diatryma wissen wir zu wenig, um ihr einen gesicherten Platz anweisen zu können. Noch weniger aber möchte ich den Spekulationen einer specielleren Verwandtschaft mit den Dinornithidae und Crypturi das Wort reden. Rhea ist eine isolierte Form, deren Phylogenie auch durch die möglichen Beziehungen zu der oligocänen, noch ungenügend bekannten Mesembryornis nicht erhellt wird. Ob die bei SHARPE (99) provisorisch und mit „Incertae sedis" hierher gestellten Barornis MARSH aus dem nordamerikanischen Eocän und Laopteryx MARSH aus dem nordamerikanischen oberen Jura wirklich hierher gehören oder nicht, ist zur Zeit nicht zu sagen; MARSH hält erstere Diatryma und Gastornis verwandt. Nur glückliche paläontologische Funde können hier Licht bringen.

Nach Abzug der longihumeralen Struthiornithes und Rheornithes bleiben von den „Ratiten" noch die brevihumeralen Casuariiformes, Aepyornithes, Dinornithes und Apteryges übrig [1]). Die Wurzeln dieser Abteilungen konnte ich 1888 mehr in die Nähe derjenigen der Alectorornithes und Ralliformes stellen und befinde mich darin mit GADOW (93) im wesentlichen in Uebereinstimmung. Inzwischen hat aber die Zeit nach 1888 gerade hier wichtige neue Thatsachen und Aufklärungen gebracht, vor allem

1) Von den Hesperornithes, Gastornithes und den oben erwähnten, mangelhaft bekannten Einzelformen sehe ich zunächst ab.

Digitized by Google

die ausgezeichnete entwickelungsgeschichtliche Monographie von T. J. Parker (90—92) und die sehr bemerkenswerten Funde im Gebiete der Aepyornithes (Burckhardt 93, Milne-Edwards et Grandidier 94/95, Andrews 94—97), und diese veranlassen mich, die genealogischen Verbände zwischen diesen Abteilungen etwas enger zu ziehen, als ich das 1888 bei der damaligen Kenntnis thun konnte.

Ich nähere somit jetzt die **Casuariiformes**, **Aepyornithiformes** und **Apterygiformes** einander etwas mehr, wobei ich die Aepyornithiformes zwischen die Casuariiformes und Apterygiformes — und zwar in größere relative Nähe zu den Casuariiformes — stelle, und erhebe ferner die Apterygidae und Dinornithidae zu den Gentes der *Apteryges* und *Dinornithes* des SO. Apterygiformes (Dinornithiformes). Ich vertrete somit ähnliche Anschauungen wie T. J. Parker (93/95), der in seinem Ratiten-System jedoch der Aepyornithes keine Erwähnung thut, sowie Andrews und Beddard (98), welche gegenseitige Verwandtschaften annehmen, aber die der Aepyornithes mit den Casuarii in den Vordergrund stellen. Auch mit Burckhardt treffe ich mich in diesem Punkte. Ob alle drei Unterordnungen einem gemeinsamen, wenn auch kurzem Stamme entsprossen und danach Aeste des O. Megistanes (T. J. Parker) vorstellen, oder ob sie dicht nebeneinander, aber selbständig von dem alten Stocke der Vögel abgingen, vermag ich mit den jetzt verfügbaren Materialien nicht zu entscheiden, neige aber mehr zur letzteren Alternative, nähere mich somit in der Wertschätzung der Abteilungen mehr Sharpe [1]), Gadow und Newton. Mit Pycraft's (1900) Resultaten, der Aepyornithes und Dinornithes dicht nebeneinander resp. gemeinsam, Apteryges und namentlich Casuarii aber entfernt von ihnen (letztere aber gemeinsam und lange mit den Struthiones verbunden!) vom Stocke abgehen läßt, haben meine genealogischen Anschauungen ebensowenig gemein, wie mit denen Sm. Woodward's (98), der die Aepyornithes, Dinornithes und Apteryges am nächsten verwandt sein läßt.

Die schon 1888 von mir ausgesprochene Erkenntnis, daß die Casuariiformes, und unter diesen Dromaeus, die primitivsten Formen der brevihumeralen Ratiten repräsentieren, teile ich mit den meisten Autoren; wie schon erwähnt, stelle ich aber im

1) Sharpe geht in der Scheidung noch weiter, indem er 1899 alle vier als separate Ordnungen anführt. 1891 A hatte er Apteryx als Vertreter einer besonderen Ordnung den anderen Ratiten, denen er den Rang von Subordines gab, gegenübergestellt.

Digitized by Google

Gegensatze zur Mehrzahl der Ornithologen, die sich über diese Frage äußerten, die Struthiornithes noch tiefer, und namentlich bin ich nicht in der Lage, Dromaeus als Ausgangsform für zwei Ratitenzweige zu betrachten, welche der eine den Struthiones und Rheae, der andere den Casuarii, Dinornithes und Apteryges Ursprung geben sollen. Die von v. NATHUSIUS (wieder auf Grund der verhängnisvollen Eischalenstruktur) betonten näheren Beziehungen der Aepyornithes zu Struthio vermag ich nicht zu unterstützen; BURCKHARDT hat dieselben in seiner gedankenreichen Monographie über Aepyornis auch aufgenommen und osteologisch zu begründen gesucht, aber mit gutem Grunde die Beziehungen der madagassischen Ratiten zu den Casuarii in den Vordergrund gestellt.

Daß die Apteryges in ihren Weichteilen besonders deutlich die Abstammung von carinaten Vorfahren erkennen lassen, konnte von mir (88), T. J. PARKER (90—92) und BEDDARD (98) zur Genüge nachgewiesen werden; auch weist bei diesen — wie sehr einseitig sie sich auch infolge ihrer langen räumlichen Isolierung entwickelten — manches darauf hin, daß ihre flugfähigen Vorfahren nicht allzu fern von den alten Stammeltern der Crypturiformes, möglicherweise auch der Ralliformes standen. Vermutlich gilt Aehnliches von den Dinornithes; doch hindert hier die unzureichende Kenntnis der Weichteile weitgehendere und bestimmtere Schlüsse. An eine direkte Ableitung von den Crypturi, wie sie HUTTON annimmt, ist aber meines Erachtens nicht zu denken.

Bei dem SO. **Casuariiformes** habe ich 1888 die eine Gens *Casuarii* mit den 3 Familien der Dromaeidae, Dromornithidae und Casuariidae unterschieden. Die gleichen 3 Familien stellt SHARPE (99) auf, während LYDEKKER (91) nur die 2 Ff. Casuariidae (mit den Dromaeinae und Casuariinae) und Dromornithidae annimmt. T. J. PARKER betrachtet, ohne der Dromornithidae Erwähnung zu thun, Dromaeus und Casuarius gleichfalls als Vertreter von Familien, während PYCRAFT ihnen nur den Rang verschiedener Genera zuerteilt [1]). Ich halte den Familienrang der Dromaeidae und Casuariidae (inkl. Hypselornis) fest, bin aber bei der Mangelhaftigkeit der vorhandenen Rudimente

1) In striktem Gegensatze dazu hatte SHARPE (91 B) die Casuarii und Dromaei als Subordines aufgeführt.

Digitized by Google

unsicher, ob Dromornis (wohl nebst Genyornis[1]) eine besondere Familie oder nur eine Subfamilie der Dromaeidae repräsentiert.

Von dem SO. **Aepyornithiformes**, G. *Aepyornithes*, F. Aepyornithidae sind in den letzten Jahren von Milne-Edwards et Grandidier und Andrews 2—3 Genera (Aepyornis, Müllerornis und eventuell Flacourtia) mit zahlreichen Arten unterschieden worden. Eine solche Fülle von Arten erweckt Bedenken ob der guten Abgrenzung und vollen Berechtigung aller aufgestellten Typen. Aepyornis und Müllerornis sind auch als Vertreter besonderer Familien aufgefaßt worden, wobei die kleinere und graciler gebaute Müllerornis den Ausgang für die Abteilung gebildet haben mag. Doch hindert auch hier die ungenügende Bearbeitung resp. Veröffentlichung der hier in der letzten Zeit gehobenen Schätze. Ich kann wegen mangelnder Kenntnis derselben nicht sagen, ob Müllerornis (Müllerornithidae?) ein naher oder ferner Verwandter ist. Im übrigen verweise ich auf die neuesten Arbeiten von A. B. Meyer und Heller (Aepyornis-Eier 01) und Burckhardt (Antarktisches Schöpfungscentrum vom Standpunkte des Ornithologen 02); letztere kam mir erst während des Druckes vorliegenden Bogens durch die Güte des Verfassers zu. Der von Burckhardt angeregten Frage bezüglich der genealogischen Stellung von Müllerornis zu Struthio stehe ich mit großer Vorsicht und Reserve gegenüber.

In dem SO. **Apterygiformes** unterscheide ich also die G. *Dinornithes* und G. *Apteryges*.

Von der G. *Dinornithes*, F. Dinornithidae, ist gleichfalls seit geraumer Zeit eine immer mehr zunehmende Fülle von Gattungen und Arten aufgestellt worden, hinsichtlich deren die gleichen bei den Aepyornithidae geäußerten Bedenken gelten, wozu noch kommt, daß die Heimat der Dinornithidae eine geringere Ausdehnung hat als diejenige der Aepyornithidae. Dazu wechseln bei den verschiedenen Autoren die Diagnosen und Einteilungsprinzipien. Wir sind hier von einem systematischen Abschlusse noch ziemlich entfernt.

Die G. *Apteryges*, F. Apterygidae[2]) enthalten eine lebende

1) Von Stirling und Zietz (96/00) in die Nähe von Dromaeus gestellt.

2) Die eigentümliche Lage der Nasenlöcher hat verschiedene Ornithologen veranlaßt, den Apteryges eine besondere Stellung nicht

Gattung mit mehreren Arten und zwei fossile Genera. T. J. Parker hat gezeigt, wie erhebliche Amplituden die individuellen Schwankungen hier zeigen können, so daß man nach dem Variieren der Skeletteile bei derselben Art leicht zur Aufstellung von weiteren Species resp. Subspecies verführt werden könnte. Das wirft auch ein Licht auf die aufgestellten Arten der fossilen Aepyornithidae und Dinornithidae.

Ueber die Odontolcae (Hesperornithes und Gastornithes) die ich beide 1888 von den „Ratitae" (Protaptenornithes) abgetrennt, als flugunfähig gewordene Carinatae (Deuteraptenornithes) aufgefaßt und den Pelargornithes eingereiht hatte, werde ich mich weiter unten (p. 631 und 632) äußern.

Von den „Carinaten" nehmen die Odontotormae s. Ichthyornithes, die Palamedeae und die Crypturi die niedrigsten Stellungen ein, jede Abteilung in besonderer Weise mit verschiedener Auslese ihrer verschiedenen Charaktere, — denn bei allen dreien finden sich neben primitiven Zügen auch Kennzeichen höherer Differenzierung in dieser oder jener Richtung. Alle drei weichen ganz außerordentlich voneinander ab und haben sich von sehr differenten Stellen des Vogelstockes abgezweigt.

Nach geologischem Alter, nach Bezahnung und nach Konfiguration ihres Rumpfskelets dürften die cretacecischen Odontotormae s. Ichthyornithes am tiefsten stehen. Marsh (80) hat ihnen, wie schon erwähnt (p. 608), die separate Stellung des O. Odontotormae der SCl. Odontornithes gegeben, und mehrere Autoren sind ihm in dieser Absonderung von den unbezahnten Vögeln in verschiedenem Grade gefolgt (cf. p. 608 und Untersuchungen etc., 1888). Dollo (81) hat zuerst ausgesprochen, daß Ichthyornis ein Vorfahre der Carinaten sei, und zu gleicher Anschauung gelangten ich (83), Wiedersheim (84), Dames (84) und

nur unter den Ratiten, sondern selbst unter den Vögel anzuweisen. Es handelt sich hier indessen um eine sekundäre Anpassung, die, wie früh sie sich auch ausgebildet haben mag (nach T. J. Parker tritt sie in der Ontogenese auch ziemlich früh auf), doch keine ausschlaggebende Bedeutung besitzt. Aehnliche auffallende, aber genealogisch nicht zu überschätzende Züge finden sich auch in den anderen Wirbeltierklassen zur Genüge.

A. Newton (85); ich stellte ihn damals zugleich in die Nähe der Laridae, Seeley ohne nähere Bestimmung zu den Natatores.

Die genauere Einsicht in Marsh's Odontornithes zeigte mir aber später, daß die Aehnlichkeiten mit den Laridae nicht so ausschlaggebende seien, wie sie die unter Ergänzung durch Skeletteile von Sterna restaurierten Abbildungen von Marsh zeigten, daß vielmehr nicht minder bedeutsame Anklänge an Pelargo-Herodii, Steganopodes und Accipitres existierten, und daraufhin kam ich zur Aufstellung eines primitiven SO. **Ichthyornithiformes** mit der G. *Ichthyornithes*, welcher ich (siehe die Stammbaum-Querschnitte auf Taf. XXI a und b) zwischen den Wurzeln der Pelargornithes, Tubinares und Charadriornithes, zugleich in etwas größerer Nähe bei letzteren, einen Platz anwies. Stejneger-Cope (85/89) und Lydekker (91) stellen sie in mehr oder minder ausgesprochener Anlehnung an Marsh den unbezahnten Carinaten gegenüber. Walker (88), Thompson (90), Shufeldt (90, 93) und Mercerat (99) weisen — ähnlich wie ich in meiner ersten, später aufgegebenen Meinung — auf speciellere Beziehungen zu Laridae resp. Charadriiformes hin; Shufeldt geht sogar so weit, die Rhynchopidae als ihre nächsten Verwandten anzuführen. Zittel (90) folgt mehr meinen Anschauungen von 1888 und beginnt zugleich mit ihnen als ziemlich selbständiger Abteilung die Reihe der Carinaten; das Gleiche thut Gadow (93)[1]). Letzterer, Haeckel (95)[2]) und Sharpe (99)[3]) heben zugleich die Relationen zu den Pelargornithes hervor. Beddard (98) weist auf nähere Relationen der Ichthyornithes zu den Limicolae hin, stellt sie aber zwischen Accipitres und Anseres. Evans (99) bezeichnet, Gadow übrigens folgend, die Beziehungen zu den Laridae als recht zweifelhafte. — Ich werde nach Abwägung aller neueren Anschauungen nicht bewogen, die 1888 angegebene Stellung der Ichthyornithes zwischen Pelargornithes, Tubinares und Charadriornithes aufzugeben. Sowohl die Einverleibung in die Charadriornithes als in die Pelargornithes scheint mir auf zu einseitigen Auffassungen zu basieren, und die Tubinares sind trotz ihrer relativ tiefen Stellung doch ungemein specialisierte Tiere. Doch bin ich geneigt, die Beziehungen zu den Pelargornithes jetzt mehr in den

1) Zugleich bringt er sie in der auf p. 302 (1893) wiedergegebenen Uebersicht der größeren Abteilungen in der Legio Colymbomorphae der 1. Carinaten-Brigade unter.

2) Erster SO. der Pelargornithes.

3) Zwischen O. Gastornithiformes und O. Pelecaniformes.

Vordergrund zu stellen, wobei ich aber an sehr generalisierte Formen dieser Ordnung denke, so wie kein lebender Vertreter sie darbietet. Ein Verbringen an den Anfang der „Carinaten", um damit die tiefe Stellung der Ichthyornithes anzudeuten, möchte ich auch nicht befürworten. Damit wird die graduelle Entwickelung zu sehr in den Vordergrund gerückt, während das System die Hauptaufgabe hat, die genealogischen Relationen der verschiedenen Typen, gleichviel ob dieselben tief oder hoch stehen, zur Anschauung zu bringen. Ich stelle die Ichthyornithes zwischen die genannten Abteilungen.

Ob die Ichthyornithes gänzlich ausgestorben sind oder sich — in beträchtlicher Umbildung ihrer Nachkommen und mit Verlust ihrer Zähne — in dieser oder jener Ordnung (Charadriornithes, Tubinares, Pelargornithes) weiter erhalten haben, darf noch als offene Frage bezeichnet werden; doch hat die letztere Alternative für mich nur eine recht geringe Wahrscheinlichkeit, wird meines Erachtens jedenfalls durch keinen thatsächlichen Faktor gestützt.

Wie 1888 möchte ich auch jetzt die Ichthyornithidae und Apatornithidae als selbständige Familien [1]) der Ichthyornithes festhalten. Lydekker bezeichnet Apatornis als ein Ichthyornis verwandtes Genus; Evans hält für fraglich, ob er hierher gehört. Ob andere Kreidevögel, wie Cimolopteryx Marsh, Graculavus Marsh, Laornis Marsh, Palaeotringa Marsh und Telmatornis Marsh hierher oder anders wohin (z. B. zu den Tubinares, Steganopodes, Limicolae etc.) zu stellen sind, ist nach den wenigen vorliegenden Skelet-Rudimenten kaum zu entscheiden. Die genauere Kenntnis dieser Formen wird aber gewiß wichtige Aufschlüsse über die Entfaltung der jetzigen Avifauna aus der kretaceischen gewähren.

Palamedeae. Die Palamedeae haben schon seit Nitzsch (40), W. K. Parker (63) und Garrod (76) durch ihre pterylenlose Befiederung, durch den Mangel der Processus uncinati und durch gewisse splanchnologische Besonderheiten, welche ihnen ein sehr primitives, an die „Ratiten" erinnerndes Gepräge [2]) geben, die

---

1) Die Ichthyornithidae zeigen mehr Aehnlichkeit mit den Pelargo-Herodii, die Apatornithidae mit den Steganopodes.

2) Durch Mangel der Proc. uncinati unterscheiden sie sich von sämtlichen genauer bekannten Ornithurae. Auch keinem bekannten „Ratiten" fehlen dieselben.

Digitized by Google

Aufmerksamkeit der Untersucher erregt; die Summe ihrer Eigenschaften weist in erster Linie auf nahe Beziehungen zu den Anseriformes, in zweiter zu den Ciconiiformes. Ich habe sie, diesen Beziehungen Rechnung tragend, 1888 als selbständigen intermediären SO. Palamedeiformes neben die Anseriformes gestellt, wobei ich zugleich die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen hervorhob. Solche sind seitdem durch Beddard und Mitchell (94, 95) in in dankenswerter Weise geliefert worden; auch Gadow (93) hat sich ausführlich über ihre Struktur und systematische Stellung geäußert. Gerstäcker (87) entfernt sie von den Anseriformes und giebt ihnen einen für sich stehenden Platz; Shufeldt (01) stellt sie, mir folgend, als besonderen SO. neben die Anseres, zwischen diese und die „Ratiten"; Stejneger-Cope (85/89), Seebohm (90) und Salvadori (95) verbinden sie als Superfamilie (Subordo) mit den Superfamilien der Anatoidea (Anseres) und Phoenicopteri zu dem O. Chenomorphae; Sharpe (91), Gadow (92, 93) und Evans (99) vereinigen sie als Unterordnung mit der Unterordnung der Anseres zu dem O. Anseriformes; Newton (96) und Beddard (98) geben ihnen eine selbständige Stellung neben den Anseres; Sharpe (00) bringt sie als O. Palamedeiformes zwischen die Oo. Ardeiformes und Phoenicopteriformes, auf welche er den O. Anseriformes folgen läßt. — Ich vermag ihren Rang als Subordo nicht zu vermindern, trage aber den neueren Arbeiten insofern Rechnung, als ich sie den Anseres etwas mehr nähere und als SO. **Palamedeiformes** neben den SO. Anseriformes bringe und dem O. **Pelargornithes** einverleibe.

Den Palamedeiformes schließen sich die **Anseriformes** direkt an. Ich hatte dieselben 1888 in die beiden Gentes *Gastornithes* und *Anseres* geordnet.

Ueber die *Anseres* sind seitdem von W. K. Parker (90) osteogenetische Untersuchungen erschienen, welche die relativ primitive Stellung derselben aufs neue darthun. Daß sie nur aus 1 Familie, Anseridae s. Anatidae, bestehen, ist wohl von den Meisten angenommen[1]); bezüglich der vielen Subfamilien verweise ich namentlich auf Salvadori (95) und Sharpe (99), welcher letztere auch verschiedene in den beiden letzten De-

1) Fickert (99) unterscheidet 2 Subordines: Serrirostres mit den Mergidae und Lamellirostres mit den Anseridae, Anatidae und Cygnidae, wobei er aber nur einen Teil der Glieder der Abteilung im Auge hat.

Digitized by Google

cennien gefundene fossile Anseres (Centrornis ANDREWS, Chenornis PORTIS, Eoneornis AMEGHINO, Eutelornis AMEGHINO und, incertae sedis, Loxornis AMEGHINO) hier einreiht. Keine von diesen fossilen Formen ist älter als das Miocän, trägt somit — ganz abgesehen von den mangelhaften Resten — nicht zur Aufhellung der Phylogenese der Anseres bei[1]). Auch die älteren Gastornithes, obwohl mit den Anseres verwandt, sind hierfür nicht brauchbar, da sie wohl von noch älteren Anser-artigen flugfähigen Vorfahren abgeleitet werden müssen, somit nur von letzteren Licht empfangen, ihnen aber keines geben.

Die eocänen *Gastornithes,* die ich auf Grund der vorhandenen Beschreibungen und Abbildungen 1888 als fluglos gewordene, sehr alte Verwandte der Anseres auffaßte[2]) und neben ihnen als besondere Gens dem SO. Anseriformes einreihte, sind seitdem hinsichtlich ihrer Stellung (ob Ratitae, ob Anseriformes?) und ihrer eventuellen Glieder (Gastornis, Dasornis, Remiornis, Diatryma, Macrornis) eine vielumstrittene Gruppe geblieben. STEJNEGER-COPE (85/89) stellen Diatryma an den Schluß der Dromaeognathae; COPE (89) führt die Gastornithes als 3. Ordnung derselben auf. Auch LYDEKKER (91) rechnet sie (Gastornis, Dasornis, Remiornis) zu den Ratiten, als deren letzte Familie, und hebt die Aehnlichkeit des Coracoids und Beckens mit dem der Casuariidae hervor. ZITTEL (90) bringt sie zu den Anseriformes und führt Diatryma mit ? und mit Hinweis auf ihre Aehnlichkeit mit Gastornis bei den Ratiten auf. BEDDARD (96) weist gleichfalls, wie es scheint mehr referierend, auf die Beziehungen zu den Anseres hin; SHARPE (99) endlich führt sie als besonderen O. Gastornithiformes zwischen O. Anseriformes und O. Ichthyornithiformes auf und reiht ihnen Gastornis, Dasornis, Remiornis, Diatryma und Macrornis ein, sämtlich große, zu einem großen Teile recht mangelhaft bekannte, eocäne Vögel, von denen Diatryma dem nearktischen Gebiete (Neu-Mexiko), die anderen dem paläarktischen (Frankreich, England) angehören. GADOW (93) vereinigte sie mit den oligocänen und miocänen patagonischen

1) Von EIMER und namentlich FICKERT (99) ist das Jugendkleid der Podicipedidae (wobei auch die Uriidae als in Frage kommende Verwandte angeführt werden) als Ausgang für die Ableitung der Anseres herangezogen worden; ich kann darin keine Lösung der Frage erblicken.

2) Mit ? erwähnte ich auch Dasornis und Diatryma an dieser Stelle.

Digitized by Google

„Stereornithes" zu der großen Gruppe der Stereornithes, welche er den Ratiten s. str. gegenüberstellte und mit ihnen zu den Ratitae s. lat. verband. Wie bereits mitgeteilt (p. 617), ist inzwischen die Gruppe der Stereornithes durch neuere genauere Untersuchungen, an denen auch GADOW (96) beteiligt ist, hinfällig geworden. Das alles sind aber in der Hauptsache nur Ansichten; neuere Funde von größerer Bedeutung sind auf diesem Gebiete nach 1888 nicht gemacht worden. — Ich sehe bis zum Eintreffen dieser keinen Grund, meine Anschauungen von 1888 zu ändern, und erblicke weder im Becken noch im Coracoid von Gastornis etwas für casuarine oder allgemeine ratite Relationen Sprechendes. Dies gilt für Gastornis und Remiornis. Hinsichtlich der anderen noch ganz unzureichend bekannten Genera, Diatryma nicht ausgenommen, enthalte ich mich jedweden Urteiles.

Die *Hesperornithes* repräsentieren eine durch die genauen Untersuchungen von MARSH und seinen Assistenten (namentlich 80) gut bekannte Gruppe großer flugloser Vögel aus der amerikanischen Kreide (Hesperornis MARSH, 72, Coniornis MARSH, 93, vielleicht auch Baptornis MARSH, 77), die in ihrem Brustschulterapparat und ihrer vorderen Extremität gewisse „ratite" Charaktere, in ihrem übrigen Skelete, namentlich in Schädel, Becken und hinteren Gliedmaßen, Specialisationen nach Art der Colymbi und Podicipedes, zugleich aber bald da, bald dort indifferente Merkmale aufweisen, die sich zugleich als ziemlich primitive zu erkennen geben. Sie bieten somit eine ganz allgemeine graduelle Aehnlichkeit sowohl mit den im ganzen tiefer stehenden „Ratiten" (s. p. 627), als auch mit gewissen „Carinaten" dar. Die Bezahnung ihrer Kiefer ist gleichfalls ein primitiver Zug. Also recht heterogene Charaktere. Wer die Beschaffenheit des Brustschulterapparates und der vorderen Extremität in den Vordergrund stellt, wird sie als „Ratiten" resp. unter gleichzeitiger Berücksichtigung der hinteren Extremität als „schwimmende Ratiten" bezeichnen; wer den Schwerpunkt auf die Konfiguration des Schädels, Beckens und der hinteren Gliedmaße legt, wird die Verwandtschaft mit den Colymbo-Podicipedes nachdrücklich betonen; wer die Bezahnung als ausschlaggebendes Moment ansieht, wird sie abseits von den Euornithes (Rhynchornithes) zu den Odontornithes stellen. Alle diese drei systematischen Direktiven haben ihre Vertreter gefunden. MARSH (80) hat sie den Odontornithes eingereiht und zugleich, ohne damit eine speciellere Verwandtschaft behaupten

Digitized by Google

zu wollen, als schwimmende Strauße [1]) bezeichnet. Diese Beziehungen hat er durch den noch Reste der Befiederung aufweisenden Fund Williston's (96) für noch weiter bewiesen erachtet, indem er in der Art der Befiederung gleichfalls einen specifisch ratiten Charakter zu erblicken glaubte (97). Ich habe mich 1888 nach einer ausführlichen, auch die früheren Deutungsversuche berücksichtigenden Erörterung (hinsichtlich deren Detail ich auf die Untersuchungen 88 verweise) dahin entschieden, die Verwandtschaft zu den Colymbo-Podicipedes in den Vordergrund zu stellen, habe aber zugleich ausdrücklich davor gewarnt, dieselbe zu eng zu ziehen, und habe die Hesperornithes (und Enaliornithes) als besondere Gentes neben die G. Colymbo-Podicipedes gestellt und alle drei dem SO. **Podicipediformes** eingereiht [2]). Weiterhin fand Walker (89), daß das mit doppelter proximaler Gelenkfläche versehene Quadratum von Hesperornis keinem (unicondylen) Quadratum bekannter „Ratiten" gleiche, aber von allen Vögeln mit dem der Podicipedes am meisten übereinstimme, und 1 Jahr später traten auch D'Arcy Thompson (90) [3]) und Shufeldt (90) für nähere Beziehungen zu diesen ein. Ihre im großen und ganzen die gleiche Richtung mit mir gehenden Anschauungen unterschieden sich aber im speciellen wesentlich von den meinigen, indem Thompson nach einer sehr genauen Analyse des Skeletes eine ganz nahe Verwandtschaft zwischen Hesperornis und Podicipes („ressemblances as great as between Strigops with other Parrots, and much greater than between Didus and the ordinary pigeons") behauptete, Shufeldt aber Hesperornis als Vorfahren der Podicipedes ansprach [4]). Die Beziehungen der Hesperornithes zu den Colymbo-Podicipedes haben ferner hervorgehoben: Lydekker (91), wobei er sie aber mit den Ichthyornithes zu den

---

1) Mit „Struthious" meint Marsh allgemein die Ratiten und nicht speciell die Struthiones.

2) In ganz allgemeiner Form — als Vertreter der Schwimmvögel — war diese Beziehung schon von Cope (75) und, die Enaliornithes betreffend, von Seeley (76) behauptet worden. Auch Vetter (85) hatte betont, daß Hesperornis durch Reduktion aus einem wasserlebenden Carinaten entstanden sei.

3) D'Arcy Thompson hat in seiner Abhandlung mich erwähnt, aber meine Ausführungen von 1888 so mangelhaft wiedergegeben, daß daraus nur ein ganz entstelltes Bild derselben resultiert. Ich habe das 90 richtiggestellt.

4) Der Vollständigkeit wegen sei erwähnt, daß Tschan (89) sie zu den Steganopoden rechnete!

Digitized by Google

Odontornithes verband und den zahnlosen carinaten Euornithes gegenüberstellte; SHARPE (91 A), HELM (91), SHUFELDT (91, 97), für parallele Verwandtschaften zwischen beiden Gruppen eintretend und Letzterer zugleich die Berechtigung der Behauptung von MARSH (97) zurückweisend; BEDDARD (98), die Beziehungen speciell zu den Colymbidae in den Vordergrund stellend; SHARPE (99) sie als F. Hesperornithidae mit der F. Enaliornithidae zu dem O. Hesperornithiformes vereinigend und diese auf den O. Colymbiformes folgen lassend. ZITTEL (90), HAECKEL (95), NEWTON (96), MERCERAT (99) und PYCRAFT (00) [1]) stellen sie zu den Ratiten, wobei aber insbesondere HAECKEL die Abkömmlichkeit von alten Colymbiformes nicht unerwähnt läßt. STEJNEGER-COPE (85/89), GADOW (93) und EVANS (99) weisen ihnen einen gesonderten Platz, die ersteren als SCl. zwischen den SCl. Odontormae und Eurhipidurae, die letzteren als besondere Division zwischen Ratitae und Carinatae an, wobei GADOW gleichfalls die Verwandtschaft mit den Colymbo-Podicipedes hervorhebt und die Hesperornithes als alte Abteilung I der Abteilung II (die sich nach Abtrennung der Hesperornithes zu den Colymbi-, Ardei-, Anseriformes und deren sekundären Gruppen weiter entwickelte) gegenüberstellt und mit dieser zu dem Kreis B der Neornithes vereinigt [1]).

Die *Enaliornithes* werden durch viel unvollständiger bekannte, mittelgroße Knochenreste (Schädelfragment, einige Wirbel, Teile des Beckens und der unteren Extremität) aus der — wahrscheinlich einem tieferen Horizonte als die amerikanischen Hesperornis-Lagen entsprechenden — englischen Kreide repräsentiert (Enaliornis SEELEY, 69), welche gleichfalls viele Uebereinstimmungen mit dem Skelet der Colymbo-Podicipedes erkennen lassen (SEELEY 64, ich 88). Brustschulterapparat und vordere Extremität sind unbekannt; die Größe der Tiere schließt eine Flugfähigkeit nicht aus. LYDEKKER (91) und SHARPE (99) rechnen ihnen auch Baptornis MARSH aus der amerikanischen Kreide zu. Für ihre Verwandtschaft mit den Colymbo-Podicipedes haben sich gleichfalls LYDEKKER, GADOW (93) und SHARPE ausgesprochen; letzterer verbindet sie, wie schon erwähnt, als F. Enaliornithidae (Enaliornis, Baptornis) mit der F. Hesperornithidae zu dem O. Hesper-

1) Dem Kreise B stellt GADOW den Kreis A gegenüber, welcher sich in entsprechender Weise aus der Abteilung I (Ratitae) und Abteilung II (nach Abtrennung der Ratitae als Crypturi-, Galli-, Gruiformes und deren sekundären Gruppen weiter entwickelt) zusammensetzt.

Digitized by

ornithiformes und reiht diesen incertae sedis noch den ganz mangelhaft bekannten Eupterornis Lemoine (78) aus dem französischen Eocän an [1]).

Die *Colymbo-Podicipedes* sind in alter Zeit von zahlreichen Autoren mit den Impennes und Alcidae zu der Abteilung Pygopodes oder Urinatores verbunden worden. Viele haben aus derselben die Impennes ausgeschieden. Swainson (37), Schlegel, Milne-Edwards (67—72), Garrod (74) und W. A. Forbes (84) haben, die letzteren auf Grund anatomischer Untersuchungen, auch die Alcidae daraus entfernt, so daß als Vertreter der Abteilung nur noch die Colymbo-Podicipedes zurückblieben. Diese wurden von Swainson, Schlegel und Forbes mit den Heliornithidae vereinigt, dagegen von Garrod mit den Impennes und Anseres in Verband gebracht. Ich habe sie 1888 von den Impennes Alcidae und Heliornithidae weit abgetrennt und als G. Colymbo-Podicipedes (mit den Ff. Colymbidae und Podicipedidae) mit den Gg. Enaliornithes und Hesperornithes zu dem SO. Podicipediformes vereinigt. Diese Einteilung ist von der Mehrzahl der Autoren nach 1888, insbesondere von Zittel (91), Gadow (93), Haeckel (95), A. Newton (96), Shufeldt (96), Beddard (98), Evans (99), Pycraft (00) befolgt worden; dieselben lassen größtenteils ihren O. Pygopodes nur aus den Colymbidae und Podicipedidae bestehen. Nur vereinzelte Autoren (Lydekker 91, A. O. U. Check-List of North American Birds 95) haben die Alcidae noch mit ihnen verbunden oder zwischen Podicipedidae und Colymbidae (Eimer 99) oder in ihre nächste Nähe (Shufeldt 89, 91, Reichenow 90, Jahresberichte Reichenow's 97—00) gestellt. Stejneger (85), Cope (89), Seebohm (90), Sharpe (91, 99) bringen Podicipedes und Colymbi wohl abseits von den Alcidae, aber in die Nähe von den Heliornithidae resp. Fulicariae. Die Auffassungen bezüglich des Familienranges der Podicipedidae und Colymbidae wechseln auch erheblich: Stejneger und Cope vereinigen sie in einer einzigen Familie; Newton, Beddard und Pycraft unterscheiden sie als Familien, wobei Newton auf die mancherlei Abweichungen beider hinweist; Gadow, Shufeldt und Evans erheben sie zu höherem Range (Subordines); Sharpe endlich betrachtet sie als nebeneinander stehende Ordnungen. — Nach einer genauen Ab-

1) Nach Lemoine soll derselbe den Tubinares ähneln. Der geologische Horizont spricht nicht sehr für intime Beziehungen zu den Enaliornithes.

wägung aller Verhältnisse bin ich jetzt geneigt, beiden den Rang von Superfamiliae s. Gentes zu geben.

Ich teile somit den SO. **Podicipediformes** s. **Pygopodes** in die 4 Gentes der *Hesperornithes*, *Enaliornithes*, *Colymbi* und *Podicipedes* ein. Ueber die genealogische Zusammengehörigkeit dieser Vögel hege ich keinen Zweifel.

Die Hesperornithes teilen mit den Colymbi und Podicipedes nicht bloß die pygopode Beschaffenheit ihrer hinteren Extremität, sondern auch die Konfiguration des Schädels (Neognathie, doppelte proximale Gelenkfläche des Quadratum und andere Merkmale) und der übrigen Skeletteile, die jener Anpassung an das Wasser ferner liegen. Bei solchen durchgreifenden Uebereinstimmungen kann man nicht von bloßer Konvergenz-Analogie, sondern muß von genealogischer Blutsverwandtschaft sprechen. In der Art der Befiederung der Hesperornithes erblicke ich mit Shufeldt nichts, was nähere Beziehungen zu den Colymbi und Podicipedes ausschlösse und speciellere Verwandtschaften mit irgend welchen „Ratiten" zum Ausdruck brächte. Die Bezahnung der kretaceischen Vorfahren der Colymbi und Podicipedes ist wegen der zur Zeit noch bestehenden Unkenntnis solcher Reste [1]) noch nicht demonstriert, sie ist aber mit vernünftigen Gründen nicht abzuweisen. Und ebenso sprechen alle Instanzen dafür, daß die ratite Beschaffenheit (Flugunfähigkeit) der Hesperornithes von noch älteren carinaten Podicipediformes erworben wurde. Leider wissen wir nichts vom Brustschulterapparat der etwas älteren Enaliornithes; hier mag der Schlüssel liegen. Und es ist ungemein interessant, bis zu welchem hohen Grade die ratiten Eigenschaften der Hesperornithes ausgebildet wurden; dies demonstriert die ausgiebigere Bildsamkeit der Skeletelemente und Bildungsfähigkeit der sie beeinflussenden Korrelationen während der Sekundärzeit gegenüber der späteren Tertiärzeit mit ihren mehr fixierten Formen und wirft auch auf die Ausbildung der anderen ratiten Formen Licht. Bei genauerer Kenntnis der paläontologischen Vorgeschichte kann sich vielleicht herausstellen, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser verschiedenen Podicipediformes

1) Die ältesten bisher bekannten fossilen Reste der Colymbi beschränken sich auf Fragmente aus dem Miocän und Pliocän (Colymboides Milne-Edwards). Von Podicipedes sind nur quartäre Fragmente bekannt.

der Kreidezeit noch enger zu ziehen sind; es ist nur ein Ausdruck der Vorsicht, wenn ich sie jetzt alle vier als Gentes bezeichne.

Auf die Anseriformes und Podicipediformes ließ ich 1888 den SO. **Ciconiiformes** mit den Gg. *Phoenicopteri*, *Pelargo-Herodii*, *Accipitres* (*Hemeroharpages*) und *Steganopodes* folgen.

Die *Phoenicopteri* sind seit alter Zeit ein Streitpunkt der Ornithologen gewesen. Die Mehrzahl der älteren Autoren und einige neuere (z. B. Sundevall 72, Newton 85) haben sie den Anseres zugesellt, andere zu den Pelargi oder in deren Nähe gestellt (Sundevall 44, W. K. Parker 62, Sclater und Salvin 73, Reichenow 77, Gadow 77, Weldon 83). Huxley (67) erblickte in ihnen eine völlig intermediäre Abteilung (Amphimorphae) zwischen Chenomorphae und Pelargomorphae. Noch Andere wiesen ihnen ganz entfernte Plätze an (z. B. Garrod 74 als bloße Subfamilie neben den Otides [Otidinae]). Ich habe 1888 nach Abwägung aller Berührungspunkte, welche sich zu den Anseres und Pelargo-Herodii finden, die zu letzteren für etwas bedeutungsvoller gehalten und danach die Phoenicopteri, ihre relativ nahen Beziehungen zu den Anseres hervorhebend, neben den Pelargo-Herodii den Ciconiiformes eingereiht. Von den Veröffentlichungen nach 1888 haben sich Stejneger-Cope (85/89), Seebohm (90), Sharpe (91 A), Roché (91), Salvadori (95) für nähere Relationen zu den Anseres, Sharpe (91 B, 99), Lydekker (91), Newton (96) für eine intermediäre und mehr selbständige Stellung zwischen Anseres und Pelargo-Herodii, Zittel (91), Gadow (92, 93), Beddard (98), Evans (99) für die Zugehörigkeit zu den Pelargo-Herodii entschieden. Namentlich Gadow (93) hat die genealogischen Beziehungen in sehr eingehender und gründlicher Weise behandelt. Brandis (96) findet in der Konformation des Kleinhirnes mehr ciconine als anserine Aehnlichkeit. — Ich komme bei nochmaliger Erwägung zu keinem anderen Resultate als 1888, muß jedenfalls eine Stellung bei den Anseres als eine Ueberschätzung der anserinen Merkmale betrachten. Die lebenden Phoenicopteri repräsentieren nur den geringen Rest eines einstmals reicheren Vorkommens (verschiedene fossile Arten von Phoenicopterus, Elornis Aymard, Palaelodus Milne-Edwards mit vielen Arten); doch reichen unsere bezüglichen Kenntnisse nicht über das obere Eocän zurück, und die kürzeren Beine und längeren Zehen der fossilen Formen — zwei a priori zu erwartende Dinge — geben über die Genealogie keine größere Aufklärung als die lebenden.

Auch Agnopterus Milne-Edwards aus dem oberen Eocän wird als entfernter Verwandter der Phoenicopteri betrachtet; ob die kretaceische, sehr unvollkommen bekannte Scaniornis Dames hierher (Sharpe 99) oder zu den Pelargo-Herodii oder anderswohin gehört, wage ich nicht zu entscheiden.

Die *Pelargo-Herodii* bilden eine größere Abteilung, die erst im Laufe der Zeit seitens der Systematiker eine schärfere Abtrennung von ähnlich aussehenden Grues und Limicolae erfuhr, dann aber bei der überwiegenden Mehrzahl der Ornithologen eine abgerundete Abteilung höheren Ranges (Ordo, Subordo) repräsentierte; nur Forbes (84) und Beddard (84) waren geneigt, die Plataleidae (denen auch schon Garrod 74, 77 eine selbständigere Stellung gab) von ihnen abzutrennen und den Limicolae zu nähern. Ihre Vertreter sind in maximo in 5 Gruppen resp. 5 Familien, Plataleidae s. Ibididae s. Hemiglottides, Ciconiidae, Scopidae, Balaenicipitidae, Ardeidae, verteilt worden, und diese Zahl ist von den verschiedenen Autoren [1]) auf 4, 3, 2 und 1 Abteilung vermindert worden, je nachdem man die Gruppen loser oder enger miteinander verband. Den Plataleidae gaben die meisten eine selbständigere Stellung oder vereinten sie mit den Ciconiidae; die Scopidae wurden bald mit den Ciconiidae, bald mit den Ardeidae verbunden, die Balaenicipitidae meist mit den Ardeidae vereinigt. So kam es in der Mehrzahl der Fälle zur Unterscheidung von nur 3 (Hemiglottides, Ciconiidae, Ardeidae) oder 2 (Ciconiidae, Ardeidae) Abteilungen, welche beiden letzteren von einzelnen Ornithologen selbst zu selbständigen Ordnungen erhoben wurden. Ich habe 1888 die Pelargo-Herodii als 1 Gens zwischen die Phoenicopteri und Accipitres gestellt, dabei aber auch auf mannigfache Relationen zu den Steganopodes hingewiesen, und ferner die 5 Familien der Plataleidae, Ciconiidae, Scopidae, Ardeidae und Balaenicipidae unterschieden, von denen ich die am tiefsten stehenden Scopidae den Ciconiidae näher stellte, die Balaenicipitidae den Ardeidae, hierbei die selbständige Stellung der Balaenicipitidae als eine provisorische bezeichnend [2]). Die letzten 14 Jahre haben keine wesentlichen Umwandlungen unserer bezüglichen Kenntnisse und Anschauungen gebracht. Wie

1) Hinsichtlich des Genaueren verweise ich auf die Untersuchungen 1888.

2) Doch hob ich dabei hervor, daß ich weder Scopus noch Balaeniceps selbst untersucht hatte.

Digitized by

schon Andere zuvor, unterschieden Beddard (88, 98)[1]) und Sharpe (91, 99) die erwähnten 5 Familien resp. Subordines, wobei Ersterer die Scopidae als die am meisten primitiven Vertreter zwischen die vereinigten Ardeidae und Balaenicipitidae und die Ciconiidae stellt; Stejneger-Cope (85/89) und Seebohm (90) gaben den Plataleidae s. Ibididae eine selbständigere Stellung gegenüber den anderen Pelargo-Herodii; Shufeldt (01) stellte die 3 Gruppen der Ibidoidea, Ciconoidea (Ciconiidae und Scopidae) und Balaenicipitoidea (Balaenicipitidae, Cancromidae und Ardeidae) auf, und Gadow (92, 93) und Evans (99) unterschieden die beiden Abteilungen der Herodiones s. Ardeae (mit den Ardeidae und Scopidae) und Pelargi s. Ciconiae (mit den Ciconiidae und Ibididae)[1]). Namentlich Gadow und Beddard haben die gegenseitigen Beziehungen verschiedener Organsysteme, Shufeldt diejenigen der Osteologie recht genau untersucht. Auf die genealogischen Relationen zu den Phoenicopteri und Steganopodes haben die meisten Autoren hingewiesen, während die zu den Accipitres unbedingte (Zittel 91, Gadow 92, 93, Haeckel 95, Newton 96) oder bedingte (Lydekker 91, Sharpe 91 B, 99, Beddard 98) Zustimmung oder auch in der entfernten Stellung beider strikte Abweisung (Stejneger-Cope, Reichenow, Seebohm 90, Sharpe 91 A) fanden[2]). Auf durch die Plataleidae vermittelte Relationen zu den Anseres wies Shufeldt (01) hin[3]). — Die Abwägung der neueren Untersuchungen der Autoren läßt mich bis auf weiteres die 88 von mir unterschiedenen 5 Familien festhalten, wobei ich die relativ tiefe Stellung von Scopus und die intimere Verwandtschaft von Balaeniceps mit den Ardeidae betone. Einer ganz selbständigen Stellung der Plataleidae außerhalb der Pelargo-Herodii oder einer Auflösung der Pelargo-Herodii in die beiden gesonderten Ordnungen der Pelargi und Herodii möchte ich nicht zustimmen. Hinsichtlich der Relationen zu den nachbarlichen Gentes habe ich gleichfalls keinen Grund zu Aenderungen der 1888 vorgetragenen Anschauungen und möchte daher auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Anseres erst in zweite

---

1) Gadow verbindet 92 (aber nicht 93) auch die Phoenicopteri mit den Pelargi, und ebenso vereinigt Beddard (98) sie als 6. Familie mit seinen Herodiones (= Pelargo-Herodii mihi).

2) Shufeldt (01) enthält sich der Entscheidung.

3) Mit der Angabe von Brandis (96), daß das Cerebellum der Ciconiiformes dem der Charadriiformes sehr ähnlich sei, weiß ich vorderhand nichts anzufangen.

Digitized by Google

Linie stellen. Fossile Reste von Pelargo-Herodii sind aus den Familien der Ibididae, Ciconiidae und Ardeidae in ziemlich großer Anzahl in der Tertiärzeit (Europa, Südamerika, Australien) oder später gefunden worden. Von diesen sind die eocänen Formen (Ibidopsis Lydekker, Propelargus Lydekker und Proherodius Lydekker) die interessanteren, aber nur fragmentarisch bekannt und bereits zu weit specialisiert, um über die Wurzel der Gruppe und ihre Relationen zu den Nachlaß-Abteilungen Aufschluß zu geben. Ob der obereocäne Tapinopus Milne-Edwards eventuell als Vertreter einer besonderen Familie hierher oder anderswohin (Rallidae?) gehört, kann wegen ungenügender Fragmente nicht gesagt werden, möglicherweise kommen auch Scaniornis und Agnopterus (s. p. 638) für hier in Betracht.

Zu den *Accipitres* werden von den meisten Ornithologen die 3 ziemlich voneinander abweichenden Familien der Gypogeranidae s. Serpentariidae, Cathartidae und Falconidae (Gypo-Falconidae) vereinigt. Manche Autoren haben diese Verbindung enger, andere weiter gezogen. Selbst völlige Auflösungen der Gruppe sind proponiert worden, so von Garrod (74) und Forbes (84), welche einerseits die Gypogeranidae weit von den übrigen Accipitres entfernten und in der Nähe von Dicholophus zu den Gruiformes brachten, andererseits die Cathartidae als eine besondere Ordnung von den Falconidae abtrennten und (Garrod) zwischen diese und die Herodii und Steganopodes setzten. Mit den Accipitres wurden früher fast allgemein auch die Striges verbunden; doch traten bereits L'Herminier (28), Fitzinger (56/65), Milne-Edwards (67/72), Sclater (80), Gadow (80), Newton (85), vielleicht auch Forbes (84) für die mehr oder minder vollkommene Absonderung derselben von den Tagraubvögeln ein. Ich habe 1888 die Familien der Gypogeranidae, Cathartidae und Gypo-Falconidae zu den Accipitres (Hemeroharpages, Pelargoharpages) vereinigt gelassen, aber ihre relative Selbständigkeit betont und bin dabei zugleich für die Verwandtschaft mit den Pelargo-Herodii und Steganopodes eingetreten; die Striges (Nyctharpages, Podargoharpages) habe ich dagegen gänzlich von ihnen abgetrennt und in engerem Verbande mit den Caprimulgi zu den Coracornithes gebracht (Näheres s. in den Untersuchungen etc., 88). Auch danach sind die Anschauungen der Ornithologen geteilt geblieben. Stejneger-Cope (85/89), Reichenow (90, 97/00), Seebohm (90), Sharpe (91), Lydekker (91) haben eine Verbindung oder Annäherung von Accipitres und Striges, Zittel (91),

Digitized by Google

Gadow (92, 93), Haeckel (95), Newton (96), Beddard (98), Evans (99), Shufeldt (00) eine Entfernung beider zum Ausdruck gebracht; Sharpe (99) stellt sie als gesonderte Ordnungen nebeneinander. Eine sehr selbständige Stellung ist auch den Cathartidae (Pseudogryphi) gegenüber den anderen Accipitres (Gypogeranidae und Falconidae) durch Seebohm (90), Sharpe (91, 99) und Beddard (98) angewiesen worden [1]), wobei Ersterer sie völlig von diesen entfernte und in einen ganz unnatürlichen Verband mit den Picariae brachte. Die speciellere Craniologie der Gypo-Falconidae hat neuerdings durch Suschkin (99—01) eine vorzügliche Bearbeitung gefunden; auf Grund derselben giebt dieser Autor in sehr berechtigter Weise der specielleren Klassifikation dieser Gruppe von Ridgway (75) den Vorzug vor der gebräuchlicheren von Gurney (64) und den ihm folgenden Autoren. Die Verwandtschaft der Accipitres mit den Steganopodes und Pelargo-Herodii ist von der Mehrzahl der neueren Autoren vertreten worden, wobei namentlich die Cathartidae, aber auch die Gypogeranidae als verbindende Glieder hervorgehoben wurden; Newton (96) weist außerdem auch auf Beziehungen zu den Psittaci hin. Reichenow (99) stellt die Accipitres (inkl. Striges) in die Nähe der Psittaci, Columbae und Galli, Seebohm (90) verbindet sie mit den Picariae und Psittaci, Salvadori (95) hebt gleichfalls einseitige Relationen zu den Psittaci hervor. Shufeldt (01) enthält sich einer Entscheidung bezüglich der Relationen der Accipitres zu den anderen Vögeln. — Ich stehe noch auf dem 1888 von mir vertretenen Standpunkte, erblicke in den behaupteten Beziehungen der Accipitres zu den Psittaci nur oberflächliche Aehnlichkeiten oder Konvergenz-Analogien und trete für die Zusammengehörigkeit der Cathartidae, Gypogeranidae und Falconidae (bessere Bezeichnung als Gypo-Falconidae) ein; doch haben diese 3 Familien, namentlich die uralten Cathartidae [2]) eine

---

1) Auch Brandis (96) weist auf die von den übrigen Accipitres abweichende Bildung des Cerebellum der Cathartae hin; letzteres gleiche mehr dem der Ciconiae.

2) Bei den Cathartidae kann man mit Recht zweifeln, ob sie eine Familie der Accipitres oder eine Gens, *Cathartae* s. ***Mimogypes***, neben ihnen repräsentieren. Für sie würden die Bezeichnungen Palaeogypes gegenüber den jüngeren falconiden Vulturidae (Neogypes) gut passen; leider liegt aber in diesen Bezeichnungen wegen der neotropischen Heimat der Cathartae und der paläotropischen der Vulturidae eine Schwierigkeit, die zu Verwechselungen Anlaß giebt.

relativ größere Selbständigkeit gegeneinander als die meisten Familien der Pelargo-Herodii oder Steganopodes. Wirklich verbindende Glieder mit diesen nachbarlichen Gentes sind noch unbekannt; auch die Paläontologie, welche uns mit Resten verschiedener Accipitres aller 3 Familien aus dem Tertiär (darunter auch Lithornis Owen aus dem englischen unteren Eocän) bekannt gemacht hat, konnte noch nichts zur Aufhellung der accipitrinen Genealogie beitragen.

Geringere Kontroversen knüpfen sich an die *Steganopodes*, bei denen die Zusammengehörigkeit der einzelnen Vertreter schon durch ausdrucksvolle und nicht mißleitende äußere Merkmale markiert wird; vereinzelte ältere Versuche, die Heliornithidae mit ihnen zu vereinigen, haben nur noch historisches Interesse. Als verwandte Abteilungen sind namentlich Anseres, Laridae, Tubinares und Pelargo-Herodii angeführt worden; von diesen verdienen nur die Beziehungen zu den Tubinares, für welche insbesondere Eyton (60), Huxley (67), Garrod (74) und Forbes (82) eintreten, und zu den Pelargo-Herodii, welche namentlich von den beiden zuletzt erwähnten Autoren gestützt wird, speciellere Berücksichtigung. Ich habe 1888 diese beiden Verwandtschaften auch in den Vordergrund gestellt, die zu den Pelargo-Herodii sowie zu den Accipitres aber als die intimeren bezeichnet, und die Vertreter der Steganopodes in die 4 Familien der Phaethontidae, Phalacrocoracidae (mit den Phalacrocoracinae, Plotinae, Sulinae und wahrscheinlich auch Pelagornithinae und Graculavinae), Pelecanidae und Fregatidae verteilt; von diesen faßte ich die Phaethontidae als den primitiveren Typus, die Pelecanidae und Fregatidae als die am höchsten und am einseitigsten entwickelten Steganopodes auf. Die seitdem veröffentlichten Anschauungen über die Steganopodes weichen davon nicht wesentlich ab. Von einigen Autoren (namentlich Gadow und Shufeldt) werden die Beziehungen zu den Procellariae etwas mehr prononziert. Die Einteilung der lebenden Vertreter in Familien schwankt zwischen 4 und 6, indem die Phalacrocoracidae mihi bald als einheitliche Familie übernommen (Lydekker 91, Gadow 92), bald in die Phalacrocoracidae (Phalacrocoracinae und Plotinae) und Sulidae (Sharpe 91 A und B, Gadow 93, Ogilvie-Grant 98, Pycraft 98, Evans 99), bald in die Phalacrocoracidae, Plotidae und Sulidae (Stejneger-Cope 85/89, Sharpe 99) aufgelöst werden; Shufeldt (94) unterscheidet die 3 Superfamiliae der Pelecanoidea, Phaethontoidea und Fregatoidea und hebt die Skeletähnlichkeit von

Digitized by Google

Phaethon mit Puffinus, von Fregata mit Diomedea hervor. Von meinen Anschauungen mehr abweichend, bildet Eimer (99) auf Grund des Erstlingsgefieders 3 Gruppen: 1) Phalacrocorax und Plotus mit Beziehungen zu den Colymbidae, 2) Pelecanus und Sula mit Beziehungen zu den Anseres und 3) Fregata und Phaethon mit Beziehungen zu den Sternidae. Beddard (92, 97, 98) hat die Relationen der Steganopodes wohl am genauesten erwogen; Shufeldt (90, 94) und Pycraft (98) verdanken wir gute osteologische Arbeiten; Brandis (96) fand Besonderheiten in der Bildung des Kleinhirns von Sula gegenüber den anderen untersuchten Steganopodes. — Nach Erwägung aller Momente neige ich dazu, meine F. Phalacrocoracidae von 88 in die Ff. Phalacrocoracidae (Phalacrocoracinae und Plotinae) und Sulidae aufzulösen, die Phaethontidae, Pelecanidae und Fregatidae aber in ihren damals ausgeführten Beziehungen zu übernehmen. Ferner möchte ich jetzt die Verwandtschaft der Steganopodes mit den Tubinares zwar denen zu den Pelargo-Herodii und Accipitres nachstellen, aber doch für etwas intimer halten, als ich 88 that. Daß die Steganopodes eine sehr alte Gruppe bilden[1]), welche ihre Blütezeit hinter sich hat, wird durch die Konfiguration und Artenarmut der lebenden Gattungen und die zahlreichen bisher gefundenen fossilen Formen dargethan. Die fossilen als Steganopodes angesprochenen Vögel reichen bis in das Eocän herab; Actiornis Lydekker ist soweit definiert, daß er mit guten Gründen zu den Phalacrocoracidae gesetzt werden konnte, Prophaeton Andrews (99) scheint ein naher Verwandter von Phaeton zu sein. Andere eocäne Typen zeigen in ihren Skeletfragmenten steganopode Züge, dabei aber solche specifische Differenzierungen, daß sie besonderen Familien der Steganopodes eingereiht wurden, so Odontopteryx Owen aus dem unteren englischen Eocän als Vertreter der F. Odontopterygidae[2]) und Pelagornis Lartet aus dem französischen Miocän, Argillornis Owen aus dem unteren englischen Eocän und Liptornis Ameghino aus dem patagonischen Miocän als Gattungen der F. Pelagornithidae[3]). Cyphornis Cope aus

1) Verschiedene Autoren, z. B. W. K. Parker (88), Tschan (89) u. A. weisen ihnen einen sehr tiefen Platz und nähere Beziehungen zu den Reptilien an als den meisten anderen Vögeln. Das ist übertrieben und kann nicht unterstützt werden.

2) Für diese Zugehörigkeit tritt unter Anderen auch Beddard mit guten Gründen ein.

3) Der F. Pelagornithidae möchte ich eine nur provisorische Geltung prognostizieren. Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch

dem oberen amerikanischen Eocän (Uebergang zum Oligocän) soll ein riesiger Steganopode gewesen sein. Ob Graculavus Marsh aus der nordamerikanischen Kreide ein Ahne der Steganopoden war oder gar nicht hierher gehört (vergl. auch p. 629), ist bei der mangelhaften Kenntnis dieses Tieres zur Zeit nicht zu sagen. Bei einigen dieser Gattungen ist auch an tubinare Typen resp. Verwandtschaften zu denken. Jedenfalls giebt diese ganze Reihe von dem großen Alter und dem Reichtum alter Steganopodes oder steganopoden-ähnlicher Formen Kunde. Die meisten Aufklärungen sind erst von der Zukunft zu erwarten.

Die *Procellariae* s. *Tubinares* bilden eine wohlgeschlossene Abteilung pelagischer Vögel, welche von der Mehrzahl älterer Autoren mit den Laridae entweder vereinigt (Longipennes, Gaviae) oder in ihre Nähe gestellt wurden. Huxley (67) brachte sie mit den Laridae, Alcidae und Colymbidae zusammen (Cecomorphae). Auf der anderen Seite wies Eyton (60) auf nähere Beziehungen zu den Steganopodes hin, und Garrod (77) und Forbes (82) bestätigten durch die genauere anatomische Untersuchung diese Relation der Tubinares, trennten sie zugleich von den Laridae weit ab und vereinigten sie mit den Steganopodes, sowie mit den diesen verwandten Pelargi, Cathartes, Herodii und Accipitres (Ciconiiformes Garrod). Ich entschied mich 1888 gleichfalls auf Grund eingehender Untersuchung dahin, daß diese an sich ziemlich isolierten Vögel von allen anderen Vögeln den Steganopodes relativ am nächsten ständen, und wies dabei zugleich auf specifische Beziehungen zu den Impennes hin, sowie auf allgemeinere Relationen zu den Laro-Limicolae. Daraufhin stellte ich sie als intermediären SO. **Procellariiformes** zwischen die Pelargornithes (speciell Steganopodes), Aptenodytiformes, Ichthyornithiformes und Charadriornithes, in eine den ersteren am meisten, den letzteren am wenigsten genäherte Stellung. Zugleich gab ich ihnen den Rang einer einzigen Familie, F. Procellariidae, betrachtete sonach die von W. A. Forbes unterschiedenen Ff. Oceanitidae und Procellariidae als Unterfamilien höheren Ranges. Seitdem sind die systematischen Anschauungen geteilt geblieben. Stejneger-Cope (85/89) folgen Huxley in der wenig glücklichen Aufstellung der Cecomorphae,

---

ein Mißverständnis Beddard's, wonach ich Argillornis zu den Ichthyornithes gebracht hätte, richtigstellen. Das lag mir ganz fern; ich gab an, daß er eine Bezahnung ähnlich den Ichthyornithidae zu haben scheine, aber sonst ganz von dieser Familie abweiche und den Tubinares ähnlicher sei.

doch hebt Stejneger hervor, daß die Tubinares vielleicht besser als besonderer Ordo mit näheren Beziehungen zu den Steganopodes und Herodii betrachtet werden. Reichenow (90, 97/00) legt den Schwerpunkt auf die Relationen zu den Laridae und stellt die Tubinares bald zwischen diese und die Alcidae, bald zwischen sie und die Colymbidae; letzteres thut auch Lydekker (91). Eimer (99) findet gleichfalls nähere Verwandtschaften mit den Uriidae und Laridae. Sharpe (91 B, 99) scheint näheren Beziehungen zu den Alciformes und außerdem den Sphenisciformes zuzuneigen; wenigstens stellt er die Procellariiformes als Ordnung zwischen diese beiden Ordines und zugleich weitab von dem O. Pelecaniformes (= Steganopodes). Seebohm (90) plaziert sie neben die Impennes und bringt sie übrigens in seinen beiden alternativen Systemen bald in den Galliformes, bald in den Ciconiiformes unter. Zittel (90) folgt im wesentlichen mir; auch Gadow (92, 93) [1]) und Evans (99) heben in ähnlicher Weise die Verwandtschaften mit den Steganopodes und Impennes hervor, schließen aber die zu den Laridae aus, wie auch Newton (96) Laridae und Tubinares voneinander entfernt. Shufeldt (94), Haeckel (95) und Pycraft (98) stellen gleichfalls die Relationen zu den Steganopodes in den Vordergrund, und der letztere weist zugleich auf diejenigen zu den Sphenisci, Colymbi und Ciconiiformes (Pelargo-Herodii und Steganopodes) hin [2]). Brandis (96) fand in der Kleinhirnbildung ein recht primitives Verhalten, zugleich auch gewisse gemeinsame Züge (neben recht besonderer Konformation) mit den Impennes. Studer (Congr. ornithol., Paris 01) weist auf Uebereinstimmungen in der Schnabelbildung (Wachshaut) junger Tubinares, Steganopodes und Accipitres hin. In der Verteilung der Gattungen der Tubinares wurden in den letzten Jahren recht verschiedene systematische Anschauungen vertreten: Beddard (98) folgt Forbes, Gadow (93) unterscheidet Diomedeinae, Oceanitinae und Procellariinae, von welchen letzteren eventuell die Pelecanoidinae noch abgetrennt werden können, Pycraft (98) Procellariidae und Diomedeidae, Sharpe (91 B)

1) Gadow stellt sie zugleich an das Ende seiner Colymbomorphae (1. Legio der 1. Brigade der Neornithes Carinatae).

2) Von Shufeldt und Pycraft wird hierbei zugleich auf die Aehnlichkeit des Skeletbaues von Diomedea und Fregata, sowie von Shufeldt auf diejenige von Phaethon und Puffinus hingewiesen. In der Aehnlichkeit dieser sehr ausgebildeten Formen kann ich kein die nahe Blutsverwandtschaft beweisendes Moment, sondern in der Hauptsache nur die Zeichen von Konvergenz-Analogie bei an sich verwandten Vögeln erblicken.

Digitized by Google

Diomedeidae, Procellariidae und Pelecanoididae, Salvin (96) und Sharpe (99) Procellariidae (Procellariinae und Oceanitinae), Puffinidae, Pelecanoididae und Diomedeidae. — Auf Grund neuer Erwägungen halte ich die 1888 ausgesprochenen Anschauungen im wesentlichen fest, bin aber geneigt, die Relationen zu den Ciconiiformes jetzt noch mehr in den Vordergrund, die zu den Laro-Limicolae aber mehr hintan zu stellen als damals, eine Erkenntnis, zu der ich namentlich durch Gadow geführt wurde. Ich möchte sonach den SO. **Procellariiformes**, G. *Procellariae* s. *Tubinares*, F. Procellariidae dem O. **Pelargornithes** in größerer Nähe zu den Steganopodes einverleiben. Dagegen kann ich denjenigen Autoren, welche eine weite Entfernung von den Laro-Limicolae befürworten, nicht folgen: von allen Pelargornithes kehren die Tubinares ihr Gesicht den Charadriornithes am meisten zu und zeigen als uralte Gruppe, trotz gewisser, ganz einseitiger Specialisierungen, doch noch manche primitive Züge, welche die tiefliegenden genealogischen Relationen zwischen den Pelargornithes und Charadriornithes offenbaren. Ueber die beste Verteilung der Procellariidae in Subfamilien enthalte ich mich mangels eigener Untersuchungen eines Urteiles. Die fossile Kenntnis der Tubinares ist eine noch recht mangelhafte, was wohl mit der vorwiegend pelagischen Verbreitung dieser Vögel zusammenhängt. Der wohl sicher tubinare Plotornis Milne-Edwards und der fragliche Hydrornis Milne-Edwards finden sich beide im Miocän; hinsichtlich anderer, bald als Tubinares, bald als Steganopodes angesprochener Formen [1]) aus dem Eocän (s. p. 643, 644) ist bei der Mangelhaftigkeit ihrer Fragmente eine abschließende Entscheidung unmöglich. Die die genealogische Erkenntnis wirklich fördernden Formen werden tiefer, wohl in sekundären Schichten (Kreide: gewisse Ichthyornithes?) liegen.

Bei den *Aptenodytes* s. *Impennes* ist die morphologische Isolation noch größer und sie hat, wie schon oben (p. 618) erwähnt, mehrere Autoren verführt, den Impennes den Rang eines isolierten Superordo oder Subclassis zu verleihen. Von älteren Ornithologen sind hier namentlich Geoffroy St. Hilaire und Lemaout (55), sowie ferner Steijneger (85) und Menzbier (87) anzuführen. Andere, wie z. B. Huxley (67), Watson (83), Forbes (84), Filhol (85) und Newton (85), haben auch eine recht selbständige

1) Diese wechselnden Deutungen sprechen auch für die nahen Verwandtschaften der Tubinares und Steganopodes.

Digitized by Google

Stellung der Impennes vertreten, sind aber nicht so weit gegangen wie die zuvor angeführten. Weitaus die Mehrzahl der Autoren hat die Impennes in die nächste Nähe der Alcidae resp. der Alcidae, Colymbidae und Podicipedidae gebracht oder mit ihnen zu einer höheren Abteilung vereinigt (Brachypteri s. Pygopodes s. Urinatores). Etwas abweichend davon verfuhr Garrod (74), der sie mit den Anatidae, Colymbidae und Podicipedidae zur Cohors Anseres verband. Ich hob 88 die einigermaßen isolierte Stellung der Impennes hervor, fand gegenüber den Alcidae große Differenzen, zu den Colymbidae und Podicipedidae nur sehr geringe Verwandtschaften, dagegen unter allen Vögeln mit den Tubinares so viel Berührungspunkte, daß hier die Annahme gewisser, natürlich nicht intimer Verwandtschaften begründet erschien. Ich kam zu dem Schlusse, daß schon recht früh primitive, noch nicht zu tubinarer Beschaffenheit des Schnabels gelangte Vorfahren dieser Vögel in der antarktischen Region unter Rückbildung der Flugfähigkeit als Aptenodytes ein dem Schwimmen und Tauchen angepaßtes Leben begannen, während die anderen unter besonders hoher Ausbildung der Flugfähigkeit sich zu den Procellariae entwickelten [1]), etwa ähnlich wie dies im arktischen Gebiete die — den Impennes und Tubinares gleich fern stehenden — Vorfahren der Laridae und Alcidae zur Ausbildung brachten. Nach 88 wurde die von Stejneger vertretene, ganz gesonderte Stellung der Impennes von Cope (89) übernommen; auch Studer (89), Werner (92) [2]), Newton (96) und Shufeldt (01) nehmen eine ziemlich große Separation der Impennes an, wobei Werner die Aehnlichkeit mit den Alcidae gleich mir als eine bloße Konvergenz-Erscheinung beurteilte. Reichenow brachte 90 die Impennes neben die Alcidae, 97, gerade so wie Lydekker (91), neben die Colymbidae, und Eimer (99) gab an, daß sie wohl aus Vögeln, welche Colymbus, sowie den Uriidae und Alcidae ähnlich gewesen, entstanden seien. Seebohm (90) stellte sie wie ich neben die Tubinares; Gadow (92, 93) und Evans (99) erkannten gleichfalls

1) Ich wies dabei zugleich auf die impenne Paleudyptes und den tubinaren Pelecanoides hin, bei welchen die Differenz in der Flügelbildung nicht so hochgradig ist wie bei den anderen Vertretern der Aptenodytes und Procellariae.

2) Werner gab zugleich an, daß die breite Scapula auf Reptilien hindeute. Ich erblicke in dieser Bildung dagegen eine rein sekundäre Vergrößerung in Anpassung an die hochgradige Ausbildung der Flügel als Ruderorgane.

Digitized by Google

in diesen die relativ nächsten Verwandten der Impennes (auf welche dann die Steganopodes und danach die Colymbiformes folgten)[1]), ebenso Sharpe (91, 99) und Pycraft (98), wobei in zweiter Linie die Beziehungen zu den Colymbiformes angegeben wurden; Haeckel (95) stellte sie zwischen Colymbi und Anseres. Beddard (98) bezeichnet die verwandtschaftlichen Relationen als noch unsicher. — Ich stehe noch auf dem gleichen Standpunkte wie 1888, wonach zu den Alcidae so gut wie keine, zu den Colymbi wenig intime, aber zu den Procellariae die relativ nächsten Beziehungen bestehen. Um diese noch mehr als bisher in den Vordergrund zu stellen, bin ich geneigt, die Impennes mit den Tubinares noch mehr den Steganopodes zu nähern und mit ihnen und den anderen dazu gehörigen Abteilungen der Ciconiiformes u. a. als SO. **Aptenodytiformes,** G. *Aptenodytes* s. *Impennes*, F. Aptenodytidae dem O. **Pelargornithes** einzuverleiben. Die hochgradige Besonderheit ihres Skelets und ihrer Pterylose ist von mir niemals ignoriert worden; ich kann in ihr aber nur Zeichen einer hochgradigen Anpassung an die neue, schon in alter Zeit (als die Konfiguration dieser Vögel noch eine flüssigere, zu Umbildungen geneigtere war) begonnene und vollzogene Lebensänderung erblicken. Die Alcidae haben sich wohl später aus primitiven Laro-Limicolae ausgebildet und weichen daher nicht so erheblich von deren lebenden flugfähigen Formen ab wie die Impennes von den Procellariae. Die kritische Berücksichtigung der Muskeln, Nerven, Eingeweide etc. schützt übrigens vor einer einseitigen Ueberschätzung der oben erwähnten Organsysteme. Die fossile Kenntnis der Impennes ist eine ziemlich mangelhafte, insofern sie nicht tiefer als bis in das Miocän reicht. Paleudyptes Hector aus Neu-Seeland war durch längere Flügel gekennzeichnet. Hinsichtlich Palaeospheniscus Ameghino, Paraptenodytes Ameghino und Cladornis Ameghino (dieser als Vertreter einer besonderen Familie) aus dem patagonischen Miocän fehlt mir jede Kenntnis des Skelets; ich kann somit nicht beurteilen, ob diese Genera hier richtig stehen, und auch nichts über ihre eventuellen Beziehungen zu ihnen verwandten Vögeln aussagen.

Indem ich die 1888 von mir als intermediäre Subordines neben die O. Pelargornithes gestellten Palamedeiformes, Procellariiformes und Aptenodytiformes nun dem O. **Pelargornithes** ein-

1) Zugleich reihte er sie der Legio 1. Colymbomorphae der 1. Brigade seiner Carinatae ein.

verleibe, hat diese Ordnung jetzt an Umfang und Divergenz ihrer Vertreter zugenommen. Sie enthält diejenigen Sumpf- und Wasservögel, welche als die älteren, schon in früher geologischer Zeit zu höherer und specialisierterer Entwickelung gekommenen, sich hervorheben. Mit ihnen ist ein mächtiges Seitenastgebiet des Vogelstammes zum Abschlusse gekommen. Dieser große Ordo entspricht ungefähr der 1. Brigade GADOW's, unterscheidet sich aber dadurch von ihr, daß dieser Autor die Ichthyornithes hier noch einreihte, dagegen die Enaliornithes und Hesperornithes aus ihr entfernte, wobei er aber doch auf die verwandtschaftlichen Relationen der beiden letzten zu den anderen Gliedern der Brigade hinwies.

Den Bestand stelle ich folgendermaßen übersichtlich zusammen:

O. **Pelargornithes**	SO. **Palamedeiformes**	G. *Palamedeae*	F. Palamedeidae
	SO. **Anseriformes**	G. *Anseres*	F. Anatidae
		G. *Gastornithes*	F. Gastornithidae
	SO. **Podicipediformes s. Pygopodes**	G. *Enaliornithes*	F. Enaliornithidae
		G. *Hesperornithes*	F. Hesperornithidae
		G. *Colymbi*	F. Colymbidae
		G. *Podicipedes*	F. Podicipedidae
	SO. **Ciconiiformes**	G. *Phoenicopteri*	F. Palaelodidae
			F. Phoenicopteridae
		G. *Pelargo-Herodii*	F. Plataleidae
			F. Ciconiidae
			F. Scopidae
			F. Ardeidae
			F. Balaenicipitidae
		G. *Accipitres* [1])	F. Gypogeranidae [1])
			F. Cathartidae [1])
			F. Falconidae [1])
		G. *Steganopodes*	F. Odontopterygidae [2])
			F. Pelagornithidae [2])
			F. Phaethontidae
			F. Phalacrocoracidae [3])
			F. Sulidae
			F. Pelecanidae
			F. Fregatidae
	SO. **Procellariiformes**	G. *Procellariae s. Tubinares*	F. Procellariidae
	SO. **Aptenodytiformes**	G. *Aptenodytes s. Impennes*	F. Aptenodytidae

1) Die Gypogeranidae, Cathartidae und Falconidae können auch als Superfamiliae oder Gentes s. str. (Gypogerani, Cathartes und Falcones) und die Accipitres als Gens s. lat. aufgefaßt werden.

2) Die fossilen Familien Odontopterygidae und Pelargornithidae sind noch nicht gesichert.

3) Die F. Phalacrocoracidae mit den Sbff. Phalacrocoracinae und Plotinae.

Ueber die *Ichthyornithes* habe ich schon oben (p. 627—629) gehandelt und in ihnen vermöge ihrer primordialen Stellung Relationen sowohl zum O. Pelargornithes als zum O. Charadriornithes angegeben, dabei die ersteren als die etwas intimeren hervorhebend. Bei der jetzigen noch mangelhaften Kenntnis halte ich an ihrer Zwischenstellung als intermediärer SO. **Ichthyornithiformes** fest. Der Zukunft bleibt vorbehalten, ob dieser SO. zum vollwertigen O. Ichthyornithes zu erheben oder durch Einverleibung in den O. Pelargornithes (oder O. Charadriornithes) seines intermediären Charakters zu berauben ist.

Eine ganz neue Abteilung beginnt mit dem O. **Charadriornithes,** SO. **Charadriiformes**, welche ich 1888 in die 3 Gg. *Laro-Limicolae, Parrae* und *Otides* sonderte.

Die *Laro-Limicolae* enthalten nach meiner Darstellung von 1888 die Familien der Charadriidae, Glareolidae (resp. SbF. Glareolinae) + Dromadidae (resp. SbF. Dromadinae), Chionididae, Laridae, Alcidae und Thinocorythidae, und es sind namentlich, nachdem schon W. K. Parker (62, 68) auf die nahen Relationen zwischen Alcidae, Laridae und Limicolae, zugleich aber auch Tubinares hingewiesen hatte, die Untersuchungen von Garrod (74, 77) und W. A. Forbes (81, 84) gewesen, welche über die Zusammengehörigkeit dieser Gruppen Licht verbreiteten. Newton (85) schloß sich ihnen an. Ich konnte die Resultate derselben durch zahlreiche neue anatomische Momente bestätigen und stützen. Durch diese Untersuchungen dürften auch die Behauptungen verschiedener früherer Ornithologen, welche diese oder jene Vertreter dieser zusammengehörigen Gruppen zu ganz entfernten brachten, z. B. die Glareolidae zu gewissen Grues und selbst Caprimulgi, die Dromadidae zu Gruidae und Ciconiidae, die Thinocorythidae zu den Pteroclites, Turnices, Crypturi und Galli, die Chionididae gleichfalls zu den Galli und Pteroclites etc. [1]), endgiltig beseitigt sein. Indessen fand die nahe und zugleich exklusive Verwandtschaft der oben genannten Vertreter der Laro-Limicolae keineswegs allgemeine Zustimmung. Stejneger-Cope (95/99) verbanden, Huxley (67) folgend, die Alcidae und Laridae mit den Colymbidae, Heliornithidae und Procellariidae zu den Cecomorphae, die limicolen Formen dagegen, die sie in die beiden Superfamilien der Chionoidea und Scolopacoidea versammelten, mit den Grues und Ralli

1) Hinsichtlich der Details vergleiche Untersuchungen etc. 1888.

Digitized by Google

zu den Grallae. Reichenow (90) verteilte dieselben in weit entlegene Gebiete: die Alcidae zwischen Colymbidae und Spheniscidae, die Laridae zwischen Procellariidae und Steganopodes zu den Natatores, die meisten Limicolae mit den Grues, Ralli, Palamedeae, Pelargi etc. zu den Grallatores, die Thinocorythidae zwischen Pteroclidae und Ortygidae zu den Rasores, und scheint auch noch 97—00 (Jahresberichte) die Alcidae, Laridae und Limicolae durch andere dazwischengestellte fremde Familien zu trennen. Lydekker (91) verband die Alcidae mit den Colymbidae zu den Pygopodes und trennte diese durch die Tubinares von den Laridae und Limicolae, die er richtig nebeneinander setzte. Eimer (99) brachte die Alcidae zwischen die Podicipedidae und Colymbidae, während er bei den Laridae den Anschluß an die Uriidae mit Recht hervorhob. Seebohm (90), Zittel (90), Shufeldt (91, 93), Sharpe (91, 99), Gadow (92, 93), Haeckel (95), Newton (96), Beddard (98) und Evans (99) übernahmen die Relationen in unzweideutiger Weise, indem sie die verschiedenen Vertreter der Laro-Limicolae nebeneinander stellten und nur in der Wertschätzung der Rangverhältnisse derselben voneinander abwichen, indem sie bald alle drei bald in 1 Ordo oder Subordo vereinigten (z. B. Zittel, Haeckel), bald in 2 (Gadow in Limicolae und Gaviae s. Lari [Laridae und Alcidae], Beddard in Alcae und Limicolae [Laridae und Limicolae]) oder 3 (Sharpe in Alciformes, Lariformes und Charadriiformes) verteilten. Hierbei wurden die kleinen Abteilungen der Glareolidae (-nae), Dromadidae (-nae), Thinocorythidae und Chionididae in sehr wechselnder Weise bald zum Teil miteinander verbunden (z. B. Glareolidae mit Dromadidae), bald den Laridae, bald den Charadriidae näher gebracht resp. den einen oder den anderen einverleibt, bald als selbständige, den Alcidae, Laridae und übrigen Limicolae gleichwertige Abteilungen belassen [1]). Als nähere Verwandte der ganzen Gruppe wurden — abgesehen von den Parrae und Otides, worüber weiter unten — namentlich die Colymbi und Podicipedes (Alcidae), Tubinares (Laridae), Grues, Ralli und Pteroclites (Limicolae) angesprochen [1]). — Ich vertrete auch jetzt die 88 gegebene Einteilung mit der kleinen Modifikation, daß ich von den damals angeführten Alternativen bezüglich der Dromadidae und Glareolidae der Vereinigung beider zu den Glareolidae s. Cursoriidae den Vorzug gebe. Die

1) Bezüglich der specielleren Verhältnisse verweise ich auf die einschlägige neuere Litteratur.

Digitized by Google

G. *Laro-Limicolae* würde danach aus den 6 Ff. der Alcidae (mit den primitiveren Uriinae und höher differenzierten Alcinae), Laridae (mit den Larinae, Stercorariinae, Sterninae und Rhynchopinae, von denen die ersten die generelleren, die letzteren die specialisierteren Formen darstellen)[1]), Chionididae[2]), Thinocorythidae, Charadriidae (mit den 10 von Sharpe 96 und 99 angeführten Subfamilien, während die Zweiteilung in Charadriidae und Scolopacinae veraltet erscheint) und Cursoriidae (mit den Cursoriinae, Glareolinae und Dromadinae) bestehen. Daß zwischen den Alcidae und den übrigen Laro-Limicolae sehr auffallende äußere Differenzen und mancherlei innere Abweichungen bestehen, ist nicht zu verkennen; ebenso unterscheidet sich ein ausgebildeter Laride recht merkbar von einem specifischen Charadriiden. Trotz alledem zeigt die genauere Untersuchung ganz überraschende Uebereinstimmungen und beweist damit eine intime Zusammengehörigkeit, innerhalb welcher zufolge der relativ großen Flüssigkeit dieser ziemlich primitiven und bildsamen Gruppe mehr auffallende als tiefgehende Differenzen ihrer einzelnen Vertreter in Erscheinung traten, ohne jedoch zur Auflösung derselben das Recht zu geben. Die limicolen Formen (besonders die Charadriidae) scheinen den dem Wasser- und Sumpfleben gleich gut angepaßten Urformen am nächsten zu stehen; von diesen aus haben sich die Laridae unter hochgradiger Entwickelung der Flugfähigkeit und Anpassung an das pelagische Element entwickelt, während die Alcidae unter Degeneration des Flugvermögens zu ihrer jetzigen Bildung gelangten. Ob sie von speciell lariden Vorfahren oder von primitiven generalisierten Laro-Limicolae abzuleiten sind, ist offene Frage. Die fossile Kenntnis der Laro-Limicolae reicht bis in das Eocän herab, und namentlich das Miocän und Pliocän zeigen Formen, welche jetzt noch lebenden Gattungen (Larus, Charadrius, Numenius, Totanus, Tringa) gleichen oder recht nahe kommen [Pseudosterna Mercerat, Elorius Milne-Edwards[3]),

---

1) Ich folge damit Beddard's (98) Einteilung der Laridae, der ich den Vorzug vor der von Saunders (96) und Sharpe (99) gebe.

2) Studer (Congr. ornith., Paris 01) tritt nach Beobachtung von Dunenjungen von Chionis auch für nähere Relationen zu Charadriidae und Laridae ein.

3) Der erst in historischer Zeit ausgestorbene Plautus (Alca impennis) bietet genealogisch kein Interesse dar, ist aber bemerkenswert, indem er auch in dieser Abteilung zeigt, wie isolierte Vögel zu erheblicher Körpergröße anwachsen.

Digitized by Google

Rupelornis VAN BENEDEN]. Außer diesen finden sich auch abweichende Formen, wie Dolichopterus AYMARD aus dem Miocän, Halcyornis OWEN aus dem Eocän, Palaeotringa MARSH aus der Kreide, über deren systematische Stellung mangels ausreichender Reste die Akten noch nicht geschlossen sind. Die Kreideschicht mag noch manche Form bergen, die für die Phylogenese der Gruppe und ihre eventuellen Relationen zu älteren bezahnten Vögeln sich bedeutungsvoll erweisen wird. Hierbei ist auch auf die bereits bei Besprechung der Ichthyornithiformes (p. 629) angeführten kretaceischen Vogelreste hinzuweisen. Ueber die behaupteten Beziehungen der Laro-Limicolae zu den Colymbi, Podicipedes, Tubinares und Impennes habe ich mich bereits bei diesen Abteilungen geäußert, über die zu den Parrae, Otides, Grues, Fulicariae und Pteroclites wird noch zu sprechen sein.

Die *Parrae* werden durch die kleine, äußerlich recht auffallend konfigurierte Familie der Parridae repräsentiert. Früher von den meisten Ornithologen zu den Fulicariae oder in deren nächste Nähe gestellt, erhielt sie durch die genauere Untersuchung von W. A. FORBES (81) ihren Platz bei den Limicolae, nachdem bereits zuvor W. K. PARKER, GARROD und SCLATER auf diese Stellung hingewiesen hatten. Auch STEJNEGER (85) stellt sie zu seinen Scolopacoidea. Ich konnte auf Grund eigener, zum Teil an anderen Organgruppen angestellter Untersuchungen (88) der von FORBES uns gegebenen Richtung folgen, fand aber dabei verschiedene Besonderheiten, welche mich veranlaßten, die Vereinigung nicht so eng zu ziehen und die Parridae als besondere Gens Parrae neben die G. Laro-Limicolae zu stellen. Die folgenden Autoren, insbesondere COPE (89), SEEBOHM (90), SHARPE (91, 99), GADOW (92, 93), BEDDARD (98) und EVANS (99) haben die Stellung innerhalb der Limicolae resp. Charadriiformes festgehalten und die Parrae wechselnd in die Nähe der Charadriidae, Cursoriidae, Chionididae und Oedicnemidae gebracht. — Ich habe meine Angaben von 88 nicht zu ändern, und verweise auch auf das dort hinsichtlich der charadriiden Rostratula (Rhynchaea) Gesagte [1]).

Die systematische Stellung der Familien der Oedicnemidae und Otididae hat zu mancherlei Kontroversen und wechselnden Anschauungen Veranlassung gegeben. Die Oedicnemidae wurden

1) Auch BRANDIS (96) fand am Kleinhirn von Parra Aehnlichkeit mit dem etwas primitiveren von Rhynchaea.

Digitized by Google

von der Mehrzahl der Autoren zu den Limicolae gestellt. Einige, wie Rüppell (37), Schlegel (65), Sundevall (72), gaben ihnen hierbei unter engerer Vereinigung mit dem Cursoriidae und Otididae eine mehr gesonderte Stellung, Milne-Edwards beschränkte den Verband auf die Otididae, und Garrod (74) und Forbes (81, 84) trennten die Oedicnemidae und Otididae vollkommen von den Limicolae ab und brachten sie mehr in die Nähe der Gruidae, Fulicariae und anderer Vögel [1]). Weitgehender waren die Divergenzen hinsichtlich der Relationen der Otididae: dieselben sind von namhaften Ornithologen zu den oder neben die Limicolae, Grues, Ralli, Palamedeae, Tinami, Galli und selbst Ratitae gestellt oder auch als ein ganz selbständiger Typus angesehen worden und liefern damit ein schlagendes Beispiel über den Wechsel der Meinungen bei ungenügender Untersuchung des inneren Körpers. Von diesen systematischen Anschauungen können nur diejenigen, welche Beziehungen zu den Limicolae, den Oedicnemidae und den Grues (insbesondere den Cariamidae) betonen, Anspruch auf gute Fundierung erheben. Für nähere Relationen zu den Limicolae ist eine große Anzahl von Autoren eingetreten, unter Anderen Brisson (1763), L'Herminier (1827), Nitzsch (34), Gervais (48), Burmeister (56), Owen (66), W. K. Parker (66), Reichenow (76) und Newton (85), für solche zu den Grues unter Anderen Sundevall (35, 44), Nitzsch (40) [2]), Huxley (67), Sclater (80), Reichenow (82), für eine intermediäre Stellung zwischen Limicolae und Grues resp. für einen Anschluß an beide Nitzsch (40), Huxley (67), Sclater (80), Reichenow (84); auf speciellere Beziehungen zu den meistens von den Limicolae abgelösten Oedicnemidae haben namentlich Milne-Edwards, Garrod, Forbes, Sclater, Reichenow aufmerksam gemacht, wobei die Stellung der Oedicnemidae verschiedenartig beurteilt wurde (s. oben) [1]). Die doppelte Nennung der betreffenden Autoren (wechselnde systematische Anschauungen derselben) demonstrieren zur Genüge die Schwierigkeit der Entscheidung. Ich habe 88 die Relationen der Oedicnemidae (von denen ich leider keinen Repräsentanten auf die Weichteile untersuchen konnte) und Otididae eingehend diskutiert, die nahe Verwandtschaft beider bestätigt, ihre intermediäre Stellung zwischen Limicolae und Grues hervorgehoben, mich aber schließ-

1) Hinsichtlich des Genaueren verweise ich auf die Untersuchungen etc. 1888.

2) Unter gleichzeitiger Betonung der Relationen zu den Limicolae.

lich nach Abwägung aller Momente dahin entschieden, beide als G. *Otides* (F. Oedicnemidae und F. Otididae) bei den Charadriiformes zu belassen. Von den Autoren nach 88 wurden die Oedicnemidae zumeist zu den Limicolae (Charadriiformes) gebracht [1]), während hinsichtlich der Otididae die Anschauungen nach wie vor geteilt blieben: Stejneger-Cope (89), Zittel (90), Sharpe (91 B, 99) stellten sie zu den Limicolae, Reichenow (90, 97/00) und Beddard (98) [2]) zwischen die Limicolae und Gruiformes, Seebohm (90), Lydekker (91), Sharpe (91 A, 94), Gadow (92, 93), Haeckel (95), Brandis (96), Evans (99) zu den Gruiformes, wobei je nachdem die Relationen zu den Oedicnemidae aufrecht erhalten oder zerrissen wurden. — Auf Grund weiterer Erwägungen halte ich das 88 Gesagte fest, wonach die *Otides* früh selbständig gewordene und hoch ausgebildete Specialisierungen primitiver Charadriiformes repräsentieren, die von allen ihren Verwandten sich am weitesten nach den Gruiformes (Cariamidae) hin entwickelt haben. Ich möchte ihnen sogar jetzt auf Grund der neueren Untersuchungen über Gehirn, Eingeweide und sonstige Weichteile, und zugleich den Auffassungen Reichenow's und Beddard's am nächsten kommend, eine intermediäre Stellung zwischen Charadriiformes und Gruiformes anweisen. Auf Grund des morphologischen Baues muß ich annehmen, daß die Charadriiformes eine tiefer stehende, in Summa ein Mehr von generellen, anpassungsfähigen Strukturen darbietende Gruppe repräsentieren, die Gruiformes dagegen eine höhere Abteilung, die sich bereits in gewisser Richtung specialisiert und etwas mehr fixiert hat [3]). Beide sind als Nachbaräste dem gleichen Stamme oder Hauptast entsprossen. Am Grunde des charadriiformen Astes, und zwar da, wo er dem gruiformen zugekehrt ist, aber nach Ablösung dieses gruiformen Astes, hat sich am frühesten von allen Charadriiformes der den Oedicnemidae Ursprung gebende Zweig abgelöst und neben ihm, gerade an der Gabelung der Charadriiformes und Gruiformes, also nach der einen Seite den Oedicnemidae, nach der anderen den Cariamidae zugekehrt, der den Otididae entsprechende Zweig. Ich neige sonach jetzt dazu, die *Otides* als

1) Brandis (96) wies aber hinsichtlich des Kleinhirns der Oedicnemidae auf etwas abweichende Verhältnisse gegenüber den Laro-Limicolae (Alcidae, Laridae und Charadriidae s. l.) hin.

2) Unter Hinweis auf die Beziehungen zu den Oedicnemidae.

3) Hierin weiche ich von Beddard (Psophia, 90) ab, welcher die Limicolae sich von den Gruidae abzweigen läßt.

Digitized by Google

eine intermediäre Gens zwischen Charadriiformes und Gruiformes, die aber doch den ersteren etwas näher steht, zu betrachten [1]). Dementsprechend würde der SO. **Charadriiformes** nur noch die Gg. *Laro-Limicolae* und *Parrae* umfassen, aber der SO. **Charadriiformes** (mit Laro-Limicolae und Parrae) und die G. im. *Otides* dem O. **Charadriornithes** einzuverleiben sein. Die Folge wird aber zeigen, daß ich diese Ordnung nicht mehr für so abgegrenzt halte wie 1888. Fossile Reste von Oedicnemidae (Milnea Lydekker) und Otididae (Otis) sind im Miocän gefunden worden, geben aber keinen Aufschluß über die Phylogenese; auch ist auf Grund des morphologischen Baues anzunehmen, daß der Abgang der Otides bereits vor dem Tertiär erfolgte.

Die vorhergehenden Ausführungen haben gezeigt, daß den Charadriiformes die **Gruiformes** ziemlich nahestehen. Ich habe dieselben denn auch 88 als intermediären Subordo gleich neben den SO. Charadriiformes (resp. O. Charadriornithes) gestellt, und neben die Gruiformes den intermediären SO. **Ralliformes.** Den SO. **Gruiformes** verteilte ich in die G. *Eurypygae* (mit den Ff. Eurypygidae, Rhinochetidae und Aptornithidae) und G. *Grues* (mit den Ff. Gruidae, Psophiidae und Cariamidae), den SO. **Ralliformes** in die G. *Fulicariae* (mit den Ff. Heliornithidae und Rallidae) und G. *Hemipodii* (mit den Ff. Mesitidae und Hemipodiidae).

Ich wende mich zunächst zu der G. *Grues* des SO. **Gruiformes** mit den Gruidae, Psophiidae und Cariamidae. Die Stellung der Grues und ihrer einzelnen Vertreter ist lange Zeit den mannigfachsten Kontroversen unterworfen gewesen. Man hat die Gruidae früher zu oder neben die Palamedeae, Phoenicopteri, Pelargi, Herodii, Limicolae, Otides, Ralli (Fulicariae) und Eurypygae gestellt, wobei als ernsthafter zu nehmende Relationen nur die 4 letzten gelten können. Die intimere Verwandtschaft mit den Eurypygae und Otides und die ziemlich nahe mit den Fulicariae ist von der Mehrzahl der Ornithologen vertreten worden; doch auch auf speciellere Beziehungen zu den Limicolae (speciell Thinocorythidae) ist von hervorragenden Untersuchern (Garrod 74, W. K. Parker 78, Forbes 81, 84) hingewiesen worden.

---

1) Auch sei darauf hingewiesen, daß die kleineren Vertreter der Otididae, z. B. Tetrax, sich minder abweichend von den Oedicnemidae gestaltet haben als die größeren und voluminöseren Formen.

Digitized by Google

Bei den Psophiidae, deren nahe Verwandtschaft mit den Gruidae von der Mehrzahl der Ornithologen hervorgehoben wurde, ist neben den bei diesen angegebenen Verwandten auch noch an Relationen zu den Anseres, Galli und selbst Menuridae gedacht worden; keine dieser drei Beziehungen hat reelle Bedeutung. Noch mannigfaltigere Relationen hat man für die Cariamidae angegeben: außer Palamedeae, Anseres, Phoenicopteri, Pelargo-Herodii, Limicolae, Otides, Fulicariae, Galli, Menuridae sind auch die Cuculidae und Accipitres (Gypogeranidae) erwähnt worden; namentlich die letzteren Beziehungen haben dazu geführt, daß einige Autoren Gypogeranus von den übrigen Accipitres abtrennten und zu den Cariamidae und ihren gruiden Verwandten brachten (Rüppell 37, Garrod 74, Forbes 84), andere die Cariamidae von den Psophiidae und Gruidae abtrennten und den Accipitres (Gypogeranidae, Polyboridae) einverleibten (Sundevall 72, 74, Sharpe 83) [1]). Für besonders nahe und zum Teil exklusive Beziehungen zwischen Psophiidae und Cariamidae traten namentlich Nitzsch (40, 53), Burmeister (53), Fitzinger (56—65) und Lilje-borg (66) ein [2]). Ich gelangte 88 auf Grund eingehenderer Untersuchungen zu der oben angegebenen Verteilung der G. Grues in die 3 Familien der Gruidae (Sbf. Gruinae und Araminae), Psophiidae und Cariamidae, wobei ich angab, daß die Psophiidae zwischen Gruidae und Cariamidae mitten inne oder den ersteren ein wenig mehr genähert ständen, und daß die Cariamidae einen recht einseitig gebildeten Typus repräsentierten, welcher eventuell auch als Vertreter einer besonderen Gens Cariamae s. Geranoharpages neben die G. Grues (Ff. Gruidae und Psophiidae) gestellt werden könne.

Seitdem ist dieser Vogelabteilung eine große Bereicherung zu teil geworden, indem in den oberen oligocänen und unteren miocänen Schichten Patagoniens von Moreno und Mercerat, sowie Ameghino eine große Anzahl Vogelknochen von sehr auffallender Struktur und Größe gefunden und beschrieben wurden, welche von den erstgenannten Autoren unter dem Namen „Stereornithes"

1) Auch De Selys (79) und Newton (85) treten für die Wahrscheinlichkeit dieser Stellung ein, während Huxley (67) eine Position der Cariamidae bei den Geranomorphae oder zwischen diesen und den Aëtomorphae befürwortete.

2) Bezüglich der Details der systematischen Angaben über die Stellung der Gruidae, Psophiidae und Cariamidae verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88.

Digitized by Google

zusammengefaßt wurden (87, 91, 95), zu großer Berühmtheit gelangten und von zahlreichen Autoren als eine ganz besondere Hauptabteilung aufgefaßt wurden (s. Stereornithes p. 616 f.). Die genauere Durcharbeitung dieser Reste hat ergeben, daß hier ein sehr heterogenes Gemisch von Knochen vorliegt, von denen die meisten bereits bekannten Abteilungen eingereiht werden können (s. p. 617, Anm. 1), von denen aber die auffallendsten und riesigsten einem fluglosen Raubvogeltypus angehören, welcher zu den Psophiidae und namentlich Cariamidae Relationen darbietet (Andrews 96, 99)[1]). Beddard (98) behandelt sie als Appendix zu den Grues; Sharpe (99) führt sie als besonderen Ordo *Stereornithes* mit den beiden Familien der Phororhacidae (Phororhacos Ameghino, Pelecyornis Ameghino, Brontornis Moreno et Mercerat, Liornis Ameghino, Callornis Ameghino, Physornis Ameghino, Lophornis Ameghino, Staphylornis Moreno et Mercerat) und der Opisthodactylidae (Opisthodactylus Ameghino) auf. Burckhardt (02) scheidet sie, Scott (00) zum Teil folgend, in die F. Phororhacidae, die er neben die Cariamidae stellt, und in die Stereornithes geranoidei, welche zwar mit den Phororhacidae nicht näher verwandt, aber doch den Geranomorphae zuzurechnen seien. Man wird hier noch manche genauere Monographie von dem Range der von Andrews über Phororhacos (99) erwarten müssen, ehe Genaueres über die verschiedenen Vertreter ausgesagt werden kann.

Betreffend die Stellung der *Grues* haben die Autoren seit 88 sich sämtlich für eine Position neben oder zwischen den Eurypygae und Limicolae oder in deren Nähe entschieden. Die Gruidae speciell wurden wechselnd neben die Aramidae, Rhinochetidae, Psophiidae und Cariamidae gestellt[2]), die Psophiidae neben

1) In dieser Richtung hat sich namentlich Andrews (96, 99 hinsichtlich der Gattung Phororhacos entschieden, welcher die genauesten Untersuchungen darüber anstellte, nachdem bereits Lydekker (93) auf die Aehnlichkeit mit Psophia, zugleich aber auch mit Gastornis, Aepyornis und Dinornis hingewiesen und damit die Vorzüge dieses ersten Vergleiches ganz erheblich abgeschwächt hatte. Die Mehrzahl der Autoren stimmt Andrews bei; Mercerat tritt für nähere Relationen zu den Anseres, Herodiones und Accipitres ein.

2) Hinsichtlich der Details verweise ich auf die Litteratur. Daraus sei hervorgehoben, daß die Araminae auch eine recht wechselnde Stelle erhielten, wobei die Extreme einer komplett intermediären Stellung zwischen Gruidae und Rallidae von Stejneger-Cope (85/89) und einer Einreihung in die Gruidae als bloßes Genus

die Gruidae, zwischen sie und die Cariamidae oder auch in größerer Entfernung von den Gruidae neben den Cariamidae, ja selbst von den Grues abgetrennt zu den Fulicariae (Seebohm 90), die Cariamidae neben die Gruidae, Eurypygidae, Rhinochetidae, Psophiidae, Otididae, nebst Palamedeidae und Gypogeranidae (Beddard 90)[1]).

Ich füge auf Grund der neueren Befunde über die Stereornithes resp. Phororhacidae die F. Phororhacidae[2]) zwischen die F. Psophiidae und F. Cariamidae ein, lasse somit die G. *Grues* aus den 4 Familien der Gruidae (mit den Sbff. Gruinae und Araminae), Psophiidae, Phororhacidae und Cariamidae bestehen. Alle diese waren schon in ziemlich früher Zeit[3]) definierte Familien, von denen namentlich die Psophiidae[4]), Cariamidae und vor allen die Phororhacidae zu sehr specialisierter, mit zunehmender Verminderung der Flugfähigkeit oder völligem Aufhören derselben (wohl meiste Vertreter der Phororhacidae resp. Stereornithes) kombinierter Konfiguration gelangten, aber jetzt auf dem Aussterbeetat stehen (Psophiidae, Cariamidae) oder bereits ausgestorben sind (Phororhacidae). Die enorme Körpergröße der letzteren steht zu ihrer Flugunfähigkeit und wohl auch räumlichen Isolierung in Korrelation. Daß die Cariamidae ihr Gesicht den Otididae zukehren, wurde bereits bei diesen (p. 655) erwähnt.

---

von Beddard (98) vertreten wurden. Die Mehrzahl der Autoren brachte sie als F. Aramidae neben die F. Gruidae oder verleibte sie der F. Gruidae (als Sbf. Araminae neben der Sbf. Gruinae) ein. Gadow (93) bildete die F. Gruidae mit den Sbf. Gruinae, Araminae und Psophiinae. Beddard ließ später (98) die von ihm 90 behaupteten intimen Relationen zu den Gypogeranidae fallen. Burckhardt (02) trennte die Aramidae völlig von den Gruidae ab und vereinigte sie mit den Psophiidae, Cariamidae und Phororhacidae zu den Arami.

1) Vergl. vorhergeh. Anmerk.

2) Selbstverständlich beziehe ich mich hierbei nur auf den mir durch Andrews' ausgezeichnete Abhandlung (99) genauer bekannten Phororhacos, übernehme aber hinsichtlich der anderen weniger bekannten Gattungen der Stereornithes (in dem ihnen von Sharpe 99 gegebenen Umfange) keine Verantwortung. Erst die Zukunft wird lehren, wie weit dieselben zusammengehören.

3) Sehr wahrscheinlich früher, ehe die verschiedenen Abteilungen der Charadriiformes scharf definiert waren.

4) Auch die von Burckhardt (01) behandelten Verhältnisse des Dunengefieders sprechen hier für eine ziemlich lange Vorgeschichte.

Digitized by Google

Gruidae und Psophiidae sind Omnivoren mit vorwiegender Pflanzennahrung; die Cariamidae bevorzugen dagegen tierische Nahrung (Insekten, kleinere Wirbeltiere) und können danach, wie schon 88 hervorgehoben, als Geranoharpages bezeichnet werden; noch mehr trifft diese Bezeichnung für die Phororhacidae zu, nach deren Konfiguration auf eine Nahrung von selbst größeren Tieren zu schließen ist. Cariamidae und Phororhacidae sind zufolge ihrer hohen einseitigen Ausbildung zu einer gewissen Isolation gelangt, die an sich rechtfertigen würde, sie gegenüber den Gruidae (Grues s. str.) zu Gentes s. str. (Cariamae und Phororhaci) zu erheben; doch wird dies durch die intermediäre Stellung der Psophiidae erschwert. Ich möchte daher nur für einen höheren Familienrang eintreten. Fossile Gruidae sind schon aus dem oberen Eocän und dem Oligocän bekannt (Grus?, Geranopsis Lydekker, Aletornis Marsh), die Phororhacidae resp. Stereornithes erst aus dem oberen Oligocän und dem Miocän, während wir über fossile Psophiidae und Cariamidae nichts wissen. Dies liegt einmal an den einer Erhaltung wenig günstigen Medien, in denen diese Tiere lebten, spricht aber auch für das hohe Alter der Grues und für die relativ tiefe Stellung der Gruidae unter den Grues. Hoffentlich werden noch reiche Funde sich einstellen; dieselben mögen unseren jetzigen Anschauungen noch manche Modifikation zufügen.

Die G. *Eurypygae* verteilte ich in die 3 Familien der Eurypygidae, Rhinochetidae und Aptornithidae, wobei ich zugleich für die letzteren bei ihrer noch ungenügenden Kenntnis angab, daß sie eventuell auch intermediär zwischen den Rhinochetidae und Rallidae ständen oder letzteren mehr genähert seien. Auch will ich aus praktischen Gründen hier gleich die Mesoenatidae (Mesitidae) besprechen, die ich 88 an anderer Stelle, bei den Hemipodii, einfügte, die aber von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren mit den Eurypygidae und Rhinochetidae vereinigt werden.

Die Eurypygidae[1]) bilden eine nur aus 1 Genus mit 2 Species bestehende isolierte neotropische Familie, welche von den älteren Autoren recht wechselnd zu den oder in die Nähe der Palamedeae, Herodii, Limicolae, Grues, Fulicariae, Heliornithidae und Galli gestellt wurde. Nur die Beziehungen zu den Limicolae,

1) Bezüglich der Details der systematischen Angaben betreffend die Eurypygidae, Rhinochetidae, Mesoenatidae und Aptornithidae vor 1888 verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88.

Digitized by Google

Grues und Fulicariae dürften ernster zu nehmen sein; Garrod (74, 77) und Forbes (81, 84) sind für die Verwandtschaft mit den Limicolae eingetreten, die Mehrzahl der anderen Ornithologen für die mit den Grues oder Fulicariae. Insbesondere wurde auf Grund pterylotischer Besonderheiten (Puderdunenflecke) auf nähere Relationen zu den Rhinochetidae und Mesoenatidae hingewiesen (A. D. Bartlett 62, E. Bartlett 77, Forbes 82, Stejneger 85). Ich habe 88 die erwähnten ziemlich nahen Beziehungen zu den Rhinochetidae unterstützt. Seitdem ist keine wesentliche Aenderung der systematischen Anschauungen erfolgt; Sharpe (91, 94, 99) und Gadow (92) haben namentlich die nachbarliche Stellung der Eurypygidae, Rhinochetidae und Mesoenatidae vertreten, Gadow (93) und Newton (96) haben gleich mir nur die Beziehungen zwischen Eurypygidae und Rhinochetidae aufrecht erhalten, Beddard (98) hat die Eurypygidae den Grues eingereiht, aber nicht direkt neben den Rhinochetidae. — Die Rhinochetidae[1]) repräsentieren eine fast noch mehr isolierte, nur noch aus 1 Species bestehende insulare australische Familie (Neu-Caledonien), welche von einzelnen Autoren (z. B. Reichenow 82/84) weit von den Eurypygidae entfernt, von der Mehrzahl aber diesen näher gestellt wurde (s. oben). Dies gilt sowohl für die Autoren vor als nach 1888. Ich konnte mangels eigener Untersuchungen an dem seltenen Vogel nur von den Beschreibungen anderer Autoren Gebrauch machen. Beddard (91) verdanken wir eine eingehendere Untersuchung, Burckhardt (00) die Beschreibung eines Nestlings von Rhinochetus, welcher eine ziemlich große Aehnlichkeit der Färbung mit der erwachsenen Mesoenas aufweist und für weitere Fundierung der nahen Relationen zwischen Rhinochetidae und Mesoenatidae von ihm verwertet wurde. — Die Mesoenatidae[1]) werden gleichfalls durch nur 1 Species (aus Madagascar) vertreten und haben in ihrer systematischen Beurteilung ganz außerordentliche Wandlungen durchgemacht, indem sie von den verschiedenen Autoren zu den oder neben die Palamedeae, Herodii, Limicolae, Grues, Eurypygae, Fulicariae, Crypturi, Galli, Opisthocomi, Columbae und Passeres (verschiedene Subfamilien derselben) gestellt wurden. E. Bartlett (77) und W. A. Forbes (82) haben sie auf Grund ihrer Puderdunenflecke mit Eurypyga und namentlich Rhinochetus verbunden, Milne-Edwards (78) auf Grund des Skelets zu den Grallae, als besondere Familie in die Nähe der

1) Vergl. Anm. vorige Seite.

Digitized by Google

Ralli und Herodii, Reichenow (82/84) neben die Ralli und Eurypygidae, aber weitab von den Rhinochetidae gestellt. Bartlett und Forbes sind die meisten neueren Autoren (insbesondere Stejneger 85, Sharpe 91, 94, 99, Gadow 92, Beddard 98, Burckhardt 00) in der Hauptsache gefolgt. Ich war auch hier nicht in der Lage, diesen sehr seltenen Vogel zu untersuchen, entschied mich aber auf Grund der von Bartlett, Forbes, Milne-Edwards und Grandidier angegebenen Strukturen für eine Stellung zwischen den Eurypygae (insbesondere Rhinochetidae) und Hemipodiidae, wobei ich zugleich der ganz speciell auf die letztere Familie hinweisenden Konfiguration des Sternums den Vorzug [1]) vor der bei den verschiedensten und voneinander ganz entfernten Vögeln sich wiederfindenden Puderdunenbefiederung [2]) gab und daraufhin die Relationen zu den Hemipodiidae für nähere erklärte als die zu den Eurypygidae und Rhinochetidae. Gadow (93) hat gleichfalls Mesoenas neben die Turnices gestellt und mit diesen sogar den Galliformes eingereiht; Newton (96) verbindet sie mit den Rallidae und Heliornithidae. Beddard (98) erkennt die osteologische Aehnlichkeit mit Hemipodius an, giebt aber den Relationen zu Eurypyga den Vorzug. — Die Aptornithidae [3]) werden durch die ausgestorbene neuseeländische Gattung Aptornis Owen mit 2 Species repräsentiert, einen sehr großen, rallenähnlichen Vogel, welcher von Owen und W. K. Parker zuerst zu den Ratiten (in der Nähe von Dinornis und Apteryx), dann aber auf Grund genauerer Kenntnis der Skeletreste von den gleichen Autoren und zahlreichen anderen Ornithologen und Paläontologen zu den Rallidae, neben Ocydromus und Notornis, gestellt wurde. Newton (84) wies auf die abweichende Konfiguration des Brustbeines hin. Ich habe unter genauer Berücksichtigung dessen, was 1888 an Abbildungen und Beschreibungen von Owen vorlag, die

1) Hinsichtlich der anderen Konfigurationen verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88. Namentlich stellt auch das Verhalten des Humerus Mesoenas den Hemipodiidae näher als den Eurypygae.

2) Puderdunenflecke sind bekanntlich außer bei Eurypygae Rhinochetus und Mesoenas auch bei Ardeidae, einigen Accipitres, Crypturi, mehreren Psittaci, Leptosoma, Podargus, Ocypterus etc. nachgewiesen worden. Auch ergiebt die genauere Beschreibung von W. A. Forbes in der specielleren Anordnung dieser Puderdunenflecke von Mesoenas nicht unwesentliche Differenzen gegenüber denen von Eurypyga und Rhinochetus.

3) Auch hier verweise ich hinsichtlich des Details der systematischen Angaben auf die Untersuchungen 88.

Digitized by Google

ziemlich nahe Verwandtschaft mit den Rallidae anerkannt, zugleich aber auch verschiedene Differenzen diesen gegenüber und Aehnlichkeiten mit Eurypyga hervorgehoben und bin danach wegen der noch unzureichenden Kenntnis dieses Genus zu dem Schlusse gekommen, daß eine definitive Entscheidung, ob dasselbe zu den Eurypygidae oder zu den Rallidae oder zwischen beide gehöre, zur Zeit unmöglich sei [1]); provisorisch habe ich es bei der G. Eurypygae als Vertreter der F. Aptornithidae eingereiht. Lydekker (91) hat sich mit den Fragmenten von Aptornis eingehender beschäftigt, dabei verschiedene Irrtümer von Owen (Verwechselung einzelner Knochen mit denen von Cnemiornis und Notornis) erkannt und ein mit langen distalen Lateralfortsätzen versehenes Sternum in der Art wie bei Notornis nachgewiesen; er reiht Aptornis daraufhin neben Notornis den Rallidae ein. Die Mehrzahl der darauf folgenden Autoren (Sharpe 91, 94, Gadow 93, Burckhardt 00, 02) sind ihm darin gefolgt. Zittel stellt die Aptornithidae zwischen die Gruidae und Rallidae. Beddard (98) schließt sich mir in der Hervorhebung der gruinen Charaktere an. Andrews hat 96 ein nahezu komplettes Skelet von Aptornis in der Seitenansicht abgebildet, kürzere Angaben darüber gemacht, die genauere Beschreibung auch in Aussicht gestellt, aber, soweit mir bekannt, sich bisher einer systematischen Entscheidung enthalten. Sharpe, der 91 und 94 für die Zugehörigkeit zu den Rallidae eintrat, erwähnt in der sonst sehr vollständigen Handlist 99 Aptornis gar nicht. Burckhardt (02), der Gelegenheit hatte, das vollständige Londoner Exemplar an Ort und Stelle zu studieren, tritt gegen die Verwandtschaft mit Rhinochetus und für die rallide Natur von Aptornis ein, läßt aber dahingestellt sein, ob sie direkt neben oder entfernter von Notornis stehe.

Nach Berücksichtigung aller neueren Arbeiten kann ich meinen Angaben von 88 nur wenig hinzufügen. Die Verwandtschaft der Eurypygidae und Rhinochetidae dürfte wohl gesichert sein. Dagegen vermag ich über die Stellung der Mesoenatidae

---

1) Ich möchte diese meine Angaben von 1888 genau hervorheben, da ich von den späteren Autoren zumeist als einseitiger Vertreter der Zugehörigkeit von Aptornis zu den Eurypygae angeführt werde. Dies zu behaupten hat mir stets fern gelegen, und verweise ich diesbezüglich auf die Untersuchungen von 1888, p. 1551 und p. 1566, sowie auf meinen oben (p. 590, Anm. 5) gegebenen Abdruck des Systemes von 1888.

Digitized by Google

nichts Definitives zu sagen, da es mir trotz fortgesetzter Bemühungen nicht gelungen ist, ein Exemplar des seltenen Vertreters dieser Familie zur Untersuchung zu erlangen. Die neueren Befunde von Burckhardt gewähren den Anschauungen von Bartlett und Forbes einen gewissen, indessen nicht zu überschätzenden Rückhalt [1]); abschließende systematische Urteile sind aber erst nach der durchgreifenden Untersuchung des interessanten Tieres zu geben, von dem bisher nur einzelnes gestreift wurde [2]). Die Stellung von Aptornis erscheint nach den Angaben von Lydekker und Burckhardt nicht zweifelhaft; danach gehört sie zu den Rallidae. Wenn ich mich dieser Anschauung jetzt provisorisch anschließe, so geschieht es lediglich auf deren Autorität hin, denn ich selbst hatte keine Gelegenheit, Aptornis im Original oder Abguß zu untersuchen, und die von Andrews gegebene Abbildung (96) reicht nicht aus, um danach eine sichere systematische Entscheidung zu geben. Am geratensten scheint mir, die angekündigte ausführliche und jedenfalls mit zahlreichen Figuren versehene Monographie von Andrews abzuwarten und bis dahin jede endgiltige Folgerung zu vertagen.

Neben die Gruiformes stellte ich 88, wie schon erwähnt, den intermediären SO. **Ralliformes** mit den Gentes Fulicariae und Hemipodii. Die *Fulicariae* verteilte ich in die Ff. Rallidae und Heliornithidae, die *Hemipodii* in die Ff. Hemipodiidae und (provisorisch) Mesoenatidae (Mesitidae), habe mich aber jetzt dahin entschieden, die Stellung der letzteren bis zur genaueren Untersuchung von Mesoenas offen zu lassen.

---

1) Für die strikte Vergleichung mit dem Erstlingsgefieder von Rhinochetus, Eurypyga und Psophia würde auch die Kenntnis des Erstlingsgefieders von Mesoenas wünschenswert sein. Die von Burckhardt (00) gegebene Nebeneinanderstellung der Dunenfärbung des ersteren und der definitiven Färbung der letzteren, auch zum Nachweise der tieferen Stellung von Mesoenas, hat gewiß etwas Bestechendes, läßt aber doch die sichere Fundierung in der Vergleichung vermissen.

2) Ich lasse also z. B. offen, ob Mesoenas eine besondere Gens Mesoenates neben der G. Hemipodii bildet, welche der G. Eurypygae ihr Gesicht zukehrt, oder ob sie in Familienverband mit der F. Hemipodiidae steht, oder ob sie der G. Eurypygae mehr genähert ist. Daß sie gegenüber ihren Verwandten eine relativ tiefe Stellung einnimmt, ist auch meine Ansicht, wobei ich aber doch nicht behaupten möchte, daß sie einen der generellsten Vogeltypen repräsentiere (cf. Burckhardt 02).

Digitized by Google

Die Rallidae bilden eine ziemlich uniforme Familie von flugschwachen bis fluglosen Vögeln, die in früherer Zeit in recht heterogene Beziehungen zu verschiedenartigen Vogelabteilungen (Ratitae, Colymbi, Podicipedes, Palamedeae, Limicolae, Grues, Eurypygae, Hemipodii, Crypturi, Galli, Musophagidae und Cuculidae) gebracht worden sind. Von diesen Relationen beruhen die zu den „Ratiten" (W. K. Parker 62, Milne-Edwards) auf einer Ueberschätzung der sekundären Rückbildung des Flugvermögens, die nur den Wert einer Konvergenzanalogie hat; von den anderen Gruppen dürften nur die Grues, Eurypygae, Hemipodii, Crypturi und höchstens noch die Charadriiformes [1]) als wirkliche Verwandte in Frage kommen, wobei die Beziehungen zu den mehr generalisierten Limicolae einen allgemeineren Charakter tragen. Auch die Crypturi stehen etwas ferner. Von den Autoren nach 88 hat die Mehrzahl die Verwandtschaft zu den Grues und Eurypygae hervorgehoben (Cope 89, Seebohm 90, Zittel 90, Gadow 92, 93, Haeckel 95, Newton 96); auch Beziehungen zu den Galli sind erwähnt (Newton 96) oder durch die Stellung der Ralli im System (Lydekker 91, Sharpe 91, 99) angedeutet worden. Ferner wurden Relationen zu den Pygopodes mit der Einreihung in deren Nachbarschaft, zugleich unter Entfernung von den Grues, zum Ausdruck gebracht (Sharpe 91, 99, Beddard 98) [2]). — Ich stehe noch auf dem gleichen Standpunkte wie 88, wonach die Grues, Eurypygae, namentlich aber die Heliornithidae, sowie die Aptornithidae (falls diese nicht überhaupt zu ihnen gehören) als die nächsten Verwandten der Rallidae in Frage kommen, allgemeinere Beziehungen zu den Limicolae und Crypturi und fernere zu den Galli s. lat. nicht ausgeschlossen sind. Die von einzelnen Ornithologen behaupteten Berührungspunkte mit den Colymbi und Podicipedes scheinen mir dagegen auf einer Ueberschätzung gewisser Konvergenzanalogien derselben mit den Rallidae zu beruhen. Im übrigen repräsentieren die Rallidae eine mäßig hoch entwickelte, aber einseitig differenzierte Familie, die — soweit wir sie jetzt kennen — zur Aufhellung der genealogischen Verbände der Vögel wenig beiträgt. Durch die große Fülle von ausgestorbenen Resten, die zum Teil in recht guter Erhaltung aufge-

1) Namentlich die Parridae sind von vielen Ornithologen neben die Rallidae oder zu ihnen gestellt worden (s. p. 653).

2) 1894 behandelt Sharpe die Fulicariae und Alectorides (den Grues und Eurypygae entsprechend) nebeneinander in dem gleichen Bande XXIII des Catal. Brit. Museum.

Digitized by Google

funden worden sind, auch in einzelnen Vertretern erst in historischer Zeit aus der lebenden Vogelfauna verschwanden, bieten sie aber ein besonderes Interesse für den Specialisten, sowie den ornithologischen Geographen und Historiker dar. Dies gilt insbesondere für die Reste aus dem Pliocän, Pleistocän und aus noch neuerer Zeit (Nesolimnas Andrews, Aphanapteryx v. Frauenfeld, Diaphorapteryx H. O. Forbes, Erythromachus Milne-Edwards, Crecoides Shufeldt, Palaeolimnas H. O. Forbes, Leguatia Schlegel, vielleicht auch Aptornis Owen, sowie die zahlreichen ausgestorbenen Species von Gattungen wie Rallus, Ocydromus, Tribonyx, Gallinula, Porphyrio, Notornis, Fulica, die noch lebende Vertreter besitzen). Hier überrascht namentlich die Fülle der insularen Formen aus dem Indischen und Stillen Ocean, und Hand in Hand mit der Isolierung haben sich die Formen zu einer mit Flugschwäche bis Flugunfähigkeit einhergehenden bedeutenden, ja selbst riesigen (Leguatia, Aptornis) Größe entwickelt, die habituell an Dinornithiden und Apterygiden erinnert, aber keineswegs als Kennzeichen intimer Verwandtschaft genommen werden darf. Weit interessanter und bedeutungsvollere Aufschlüsse verheißend sind die älteren Formen aus der Kreide (Telmatornis Marsh), dem Eocän (Gypsornis Milne-Edwards, Orthocnemus Milne-Edwards, Elaphrocnemus Milne-Edwards, Tapinopus Milne-Edwards), Oligocän und unteren Miocän (Euryonotus Mercerat), deren mangelhafte Kenntnis aber zunächst weitere Folgerungen verbietet; es ist nicht einmal gesichert, ob alle diese Formen hierher oder anderswohin gehören.

Die Heliornithidae, eine nur noch aus wenigen, sehr zerstreut (Afrika, Hinter-Indien und Südamerika) wohnenden Relikten bestehende Familie, sind kaum weniger als die Rallidae im Vogelsystem herumgeworfen worden: Podicipedes, Colymbi, Palamedeae, Steganopodes, Tubinares, Charadriiformes der verschiedensten Abteilungen, Grues, Eurypygae und Rallidae wurden als ihre Verwandten angesprochen und zum Teil recht innig mit ihnen verbunden. Namentlich zu den Colymbi, Podicipedes und Rallidae wurden nächste Beziehungen angegeben, wobei man bald die beiden ersteren unter Ausschluß der letzteren (Cuvier 29, Kaup 44, Forbes 84, Stejneger 85) oder die letzteren unter Ausschluß der beiden ersteren (überwiegende Mehrzahl der bedeutenderen Ornithologen, so namentlich Nitzsch 40, Brandt 40, Burmeister 40, Gray 69/71, Sclater 80, Reichenow 82, Newton 84) oder alle drei (Temminck 20) neben sie stellte. Ich habe mich 88 auf

Digitized by Google

Grund der kritisch abgewogenen Untersuchungen Anderer für intimere Beziehungen zu den Rallidae erklärt, dagegen in den habituellen Aehnlichkeiten mit den Colymbi und Podicipedes nur Parallelen oder Konvergenz-Analogien gefunden. Seitdem hat die Anatomie der Heliornithidae durch BEDDARD (90, 93) eine erfreuliche Bearbeitung gefunden; BEDDARD stellt sie zu den Ralli. SHARPE führt sie 91 B noch als besonderen O. Heliornithiformes zwischen Ralliformes und Podicipediformes, vereinigt sie aber 94 und 99 als bloße F. Heliornithidae mit der F. Rallidae zu dem O. Ralliformes. GADOW (93) weist gleichfalls die Verwandtschaft mit den Colymbi und Podicipedes ab, läßt sie als höhere Specialisten aus ralliner Grundlage entstehen und vereinigt sie mit den Eurypygidae, Rhinochetidae, Otididae, Dicholophidae, Gruidae und Rallidae zu den Gruiformes. — Ich habe meinen systematischen Anschauungen von 88 nichts zuzufügen. Fossile Vertreter sind bisher nicht bekannt geworden. Daß die Heliornithidae aber früher eine viel reichere Verbreitung hatten als jetzt, steht nicht zu bezweifeln.

Die der indo-australischen Region angehörenden, von da aber auch in das afrikanische und angrenzende paläarktische Gebiet ausstrahlenden Hemipodiidae haben zu geringeren systematischen Schwankungen Veranlassung gegeben: Limicolae, Fulicariae, Crypturi, Galli und Pteroclites sind von den Autoren vor 88 zumeist als ihre Verwandten angesprochen worden. Die Relationen zu den Limicolae wurden insbesondere von GARROD (74, 77) und FORBES (81, 84), die zu den Crypturi von NITZSCH (40), DES MURS (60), LILJEBORG (66) und DE SELYS LONGCHAMPS (70), die zu den Galli von der Mehrzahl der Ornithologen, die zu den Pteroclites von ILLIGER (11), CUVIER (29) und REICHENOW (82) in den Vordergrund gestellt. MILNE-EDWARDS (67/72) rechnete sie zu den Galli, wies aber auch auf die nahe Stellung zu den Fulicariae hin, HUXLEY (68), SCLATER (80) und NEWTON (84) traten für eine größere Selbständigkeit der Familie ein. Ich entschied mich 88 für relativ nächste Beziehungen zu den Mesoenatidae und verband die Hemipodiidae mit diesen zur G. Hemipodii, der ich einen Platz dicht neben der G. Fulicariae anwies. Auch die anderen von den Autoren angegebenen Beziehungen übernahm ich teilweise, bezeichnete sie aber als fernere als die zu den Fulicariae. Seitdem ist die Kenntnis dieser Familie durch die genaue anatomische Untersuchung von Pedionomus durch GADOW (91) bereichert worden. Hinsichtlich der systematischen Stellung

Digitized by Google

wurde eine Einigung nicht erzielt. Seebohm (90), Sharpe (91 A) und Beddard (98) gaben ihnen eine selbständigere Stellung zwischen Grallae und Pteroclites, wobei der Letztere auf die Differenzen gegenüber den Galli hinwies; Sharpe (99) stellte sie als O. Hemipodiiformes zwischen die Oo. Galliformes und Pteroclidiformes; Haeckel (95) brachte sie ähnlich mir zu den Ralliformes mit Hinweis auf ihre intermediäre Stellung zu den Galli; Brandis (96) fand in dem recht primitiv gebildeten Kleinhirn ralline und galline Eigenschaften verteilt; Sharpe (91 B), Gadow (92, 93), Ogilvie-Grant (93), Newton (96), Evans (99) stellten die Beziehungen zu den Galli in den Vordergrund, indem sie die Hemipodii den Galliformes einreihten, ihnen aber in diesem Verbande eine selbständigere Stellung gegenüber dem Gros der übrigen Hühnerartigen gaben; Gadow stellte neben sie außerdem noch Mesoenas. — Ich kann nach nochmaliger Erwägung aller Momente nur festhalten, daß die Beziehungen zu den Fulicariae erheblich nähere sind als die zu den Galli, und daß die Hemipodii von den letzteren bei mancher Aehnlichkeit im äußeren Habitus doch in ihrem inneren Bau so wesentlich abweichen, daß mir eine Einreihung in die Galliformes unmöglich erscheint. Ich habe somit keinen Grund, meine Auffassungen von 88 zu ändern. Bezüglich der Stellung zu den Mesoenatidae verweise ich auf die vorhergehenden Ausführungen (p. 664), wonach diese Frage nur durch die noch ausstehende genaue und durchgreifende anatomische Untersuchung der zum größten Teile noch unbekannten Mesoenas gelöst werden kann.

Die im Vorhergehenden dargelegten Auseinandersetzungen bezüglich der SOo. Gruiformes und Ralliformes haben größere durch die intermediäre G. Otides vermittelte Verwandtschaften mit dem SO. Charadriiformes ergeben, als ich 88 zum Ausdruck brachte. Während ich damals den O. Charadriornithes auf den SO. Charadriiformes mit den Gg. Laro-Limicolae, Parrae und Otides beschränkte, dieser Ordnung aber die SOo. Gruiformes und Ralliformes als intermediäre anschloß (wobei ich zugleich hinsichtlich der Ralliformes auf eine gewisse, aber keineswegs ausgiebige Annäherung an den O. Alectorornithes hinwies, bin ich jetzt geneigt, beide SOo. mit dem O. Charadriornithes näher zu verbinden und diese neue größere Ordnung als O. Kolobathrornithes[1]) zu bezeichnen.

1) Kolobathrornithes griechische Bezeichnung für Grallatores.

Dieselbe würde folgende Zusammensetzung haben:

- **O. Kolobathrornithes**
  - SO. **Charadriiformes**
    - G. s. lat. *Laro-Limicolae*
      - G. s. str. *Charadrii*
        - F. Charadriidae
        - F. Cursoriidae [1])
      - F. Chionididae
      - F. Laridae
      - F. Alcidae
      - F. Thinocorythidae
    - G. *Parrae*
      - F. Parridae
    - Im. G. *Otides*
      - F. Oedicnemidae
      - F. Otididae
  - SO. **Gruiformes**
    - G. *Grues*
      - F. Cariamidae
      - F. Phororhacidae
      - F. Psophiidae
      - F. Gruidae [2])
    - G. *Eurypygae* [3])
      - F. Eurypygidae
      - F. Rhinochetidae
  - SO. **Ralliformes**
    - G. *Fulicariae*
      - F. Heliornithidae
      - F. Rallidae [4])
    - G. *Hemipodii*
      - F. Mesoenatidae [5])
      - F. Hemipodiidae

An dieser Stelle dürften die verschiedenen Abteilungen der brevihumeralen „Ratiten", die ich schon oben besprochen habe, unterzubringen sein. Sie bestehen aus den 3 SOo. Casuariiformes, Aepyornithiformes und Apterygiformes, von denen der erstere sich zum Rang eines O. Hippalectryornithes erhebt.

Der O. **Hippalectryornithes,** SO. **Casuariiformes**, wird durch die G. *Casuarii* repräsentiert, welche aus den beiden zum Teil noch lebenden Familien der Dromaeidae und Casuariidae sich zusammensetzt, zu denen die noch nicht sicher fundierte ausgestorbene F. Dromornithidae, die möglicherweise auch mit den Dromaeidae zu vereinigen ist, hinzukommt (vergl. p. 625 f.).

Der SO. **Aepyornithiformes** hat einige Beziehungen zu den Casuariiformes, steht diesen aber doch so selbständig gegenüber, daß eine Einverleibung in den O. Hippalectryornithes nicht zu befürworten ist. Er bildet die madagassische G. ***Aepyornithes*** mit der F. Aepyornithidae (vergl. p. 626).

1) F. Cursoriidae mit den 3 Subfamilien der Cursoriinae, Glareolinae und Dromadinae.
2) F. Gruidae mit den Sbff. Gruinae und Araminae.
3) Eventuell auch mit den Ff. Mesoenatidae und Aptornithidae (?).
4) Vielleicht inkl. Aptornis (vergl. vorhergehende Anm.).
5) Hier in noch fraglicher Stellung (vergl. Anm. 3).

Digitized by Google

Etwas weiter ab von den Aepyornithiformes und viel entfernter von den Casuariiformes steht der auf Neuseeland beschränkte SO. **Apterygiformes** mit seinen beiden Gg. *Dinornithes* und *Apteryges* (vergl. p. 626 f.). Die *Dinornithes* bilden die F. Dinornithidae, welche durchweg aus in jüngerer Zeit gestorbenen und meist riesenhaften fluglosen Vögeln besteht. Die *Apteryges* bilden die F. Apterygidae, welche durch kleinere, aber auch flugunfähige Vögel von eigentümlicher Specialisierung in der Schnabelbildung und Lagerung der Nasenlöcher repräsentiert wird und noch vereinzelte lebende Vertreter aufweist. Dinornithidae und Apterygidae zeigen einige Aehnlichkeit mit gewissen fluglos gewordenen Vertretern der Rallidae, die auch zum Teil die gleichen Lokalitäten mit ihnen bewohnten und in einzelnen Resten noch bewohnen. Doch zeigt die genauere Untersuchung dieser früher auch mitunter mit den Apteryges und Dinornithes zusammengeworfenen Rallidae, daß diese Aehnlichkeit in der Hauptsache nur eine äußerliche ist, daß der innere Bau nur wenige und geringe Berührungspunkte aufweist. Rallidae und Apterygiformes sind sehr wenig verwandte Vögel. Zugleich aber hat die Anatomie gelehrt, daß die letzteren und unter diesen die auch auf ihre Weichteile untersuchbaren Apterygidae eine ganze Anzahl von Merkmalen aufweisen (vergl. namentlich die Untersuchungen etc. 88 und T. J. Parker 91/92), welche ganz unverkennbar auf eine Abstammung von flugfähigen Vögeln hindeuten, und zwar von solchen, die unter allen lebenden Formen die relativ nächste Verwandtschaft mit den Crypturi aufweisen [1]). Crypturi und Apterygiformes sind also Verwandte; doch ist diese Verwandtschaft keine intime, sondern nur eine solche benachbarter Subordines.

Der SO. **Crypturiformes**, G. *Crypturi*, F. Crypturidae, dessen bereits oben (p. 612 f, 627) Erwähnung gethan wurde, ist in früherer Zeit in recht wechselnder Weise zu oder neben die „Ratitae", Limicolae, Otides, Fulicariae, Mesoenatidae, Hemipodii, Galli, Pteroclites gestellt oder als eine für sich stehende Abteilung ohne eigentliche Verwandtschaften aufgefaßt worden. Die Relationen zu den Ratiten wurden bereits von Illiger (17) und Wagler (27) erwähnt und von Wagner (37), W. K. Parker (62, 68), Huxley

1) Brandis (96) findet das Kleinhirn von Apteryx ganz abweichend von dem der Rallidae, aber mit einigen Aehnlichkeiten zu den Crypturidae.

Digitized by Google

(67) und Garrod (75) specieller ausgearbeitet, wobei Huxley speciell die ratite Beschaffenheit ihres Kiefergaumenapparates betonte, sie aber als besondere Abteilung Dromaeognathae bei den Carinaten beließ, W. K. Parker sie zuerst (62) den Ratiten einverleibte und von den Galli abtrennte, später (68) jedoch auf durch die Hemipodii vermittelte Relationen zu den Galli hinwies. Stejneger (85) und Cope (89) trennten sie von den übrigen Carinaten ab und fügten sie als O. Crypturi neben dem O. Apteryges und den anderen Ratiten dem Superordo Dromaeognathae ein. Auf nähere Beziehungen zu den Hemipodii wiesen Liljeborg (66) und W. K. Parker (68) hin; die Mehrzahl der Autoren brachte sie zu den Galli oder in ihre Nachbarschaft oder zwischen sie und die Ratiten. Ich stellte sie 88 als Repräsentanten des SO. Crypturiformes zwischen die SOo. Apterygiformes und Galliformes, wobei ich zugleich auf gewisse speciellere, aber nicht allzu nahe Relationen zu den Hemipodiidae und Mesoenatidae aufmerksam machte. Von den neueren Autoren haben Alle die besondere Bildung der Crypturi durch eine mehr oder minder separate Stellung derselben zum Ausdruck gebracht; die Mehrzahl hat sie aber bei den Carinaten belassen, wobei die meisten (Seebohm 90, Zittel 90, Reichenow 90, 97/00, Sharpe 91, 99, Gadow 92, 93, Haeckel 95, Evans 99) ihnen eine Stellung neben den Galli, mehrere (Seebohm 90, Sharpe 91, 99, Salvadori 95, Beddard 98) auch am Anfang der carinaten Reihe anwiesen. Brandis (96) und Beddard (98) betonten besonders die nahen Beziehungen zu den Apteryges, denen die zu den Galli nachgestellt werden [1]). Pycraft (00) vereinigt ähnlich wie Stejneger und Cope die Crypturi mit den Ratiten zu den Palaeognathae und verbindet sie im Texte mit der dritten aus Rheidae, Dinornithidae, Aepyornithidae und Apterygidae bestehenden Gruppe derselben, während er in dem beigefügten Stammbaume ihnen eine separate oberhalb der Rheidae und unterhalb der Galli stattfindende Abzweigung von dem Vogelstamme zuschreibt und illustriert. — Ich werde durch diese Befunde und Angaben in meinen 88 ausgesprochenen bezüglichen Anschauungen nur befestigt; daß Stejneger, Cope,

1) Nach Brandis ist das Kleinhirn der Crypturi ganz abweichend von dem der Galli, aber ähnlich dem der Apteryges. Beddard stellt die Crypturi in seiner linearen systematischen Anordnung zwischen die Struthiones und Accipitres, während er den Galli, ohne deren mancherlei Aehnlichkeiten mit den Crypturi zu ignorieren, einen weit entfernteren Platz anweist.

Digitized by Google

Brandis, Beddard und Pycraft auf mehr oder minder nahe Beziehungen zu den Apteryges und Dinornithes hinweisen, entspricht ganz meinen Resultaten von 88; dagegen kann ich Stejneger, Cope und Pycraft nicht folgen in der Abtrennung der Crypturi von ihren anderen carinaten Verwandten und in der Vereinigung mit den „Ratiten" schlechtweg, deren Rang als genealogisch zusammengehörige Abteilung ich überhaupt nicht anzuerkennen vermag (p. 609—615). Die Bildung des Superordo s. Gradus Dromaeognathae Stejneger s. Palaeognathae Pycraft bedeutet für mich eine ganz außerordentliche Ueberschätzung der bei Beachtung des rechten Maßes von mir gewiß nicht gering geachteten systematischen Bedeutung des Kiefergaumenapparates, namentlich nachdem wir durch Walker (88) wissen, daß z. B. die Beschaffenheit der proximalen Gelenkfläche des Quadratum bei den „Ratitae" (Rhea) und „Carinatae" (Galli) Bildungen aufweist, die der scharfen Scheidung keineswegs das Wort reden. Scheint mir auch im großen und ganzen die Stellung der Crypturiformes neben den Apterygiformes und Galliformes, sowie Hemipodii geklärt, so sind doch sicher viele an die eigentümliche morphologische und geographische Stellung dieser tiefstehenden und isolierten Abteilung anknüpfende genealogische Fragen noch unerledigt, ja zum Teil nicht einmal gestellt. Die bisherige dürftige fossile Kenntnis der Crypturi — nur eine miocäne Nothura-Art aus Patagonien von Mercerat (97) und einige jüngere (pleistocäne und recente) Reste aus brasilischen Knochenhöhlen von Winge (88) sind uns bekannt geworden — giebt darauf keine Antwort.

In dem SO. **Galliformes**, Gens s. lat. *Galli,* habe ich die Gg. s. str. (oder Ff. s. lat.) *Galli* (Gallidae) und *Opisthocomi* (Opisthocomidae) vereinigt.

Die *Galli,* eine der am meisten charakteristischen Vogelabteilungen, sind von den älteren Autoren in der mannigfachsten Weise [1]) zu oder neben die Palamedeae, Accipitres, verschiedene Abteilungen der Limicolae, Grues, Fulicariae, Hemipodiidae, Mesoenatidae, Crypturi, Opisthocomi, Pteroclites, Columbae, Musophagidae und selbst Menuridae gestellt worden; auch nahe Beziehungen zu den „Ratiten" sind von zahlreichen, zum Teil recht hervorragenden Autoren (Nitzsch 40, Joh. Müller 48, Eyton 58—81, W. K. Parker 62, 68, Owen 60, Haeckel 66 u. A.)

1) Hinsichtlich der genaueren Verhältnisse verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88.

Digitized by Google

vertreten worden. Auf die Relationen zu den Raubvögeln wurde überhaupt von vielen Ornithologen besonderes Gewicht gelegt, wenn man auch intimere Beziehungen zu ihnen ausschloß. Hervorragende Verdienste für die Absonderung und Abgrenzung von allen diesen Abteilungen besitzen Brisson (1763), L'Herminier (1827), Gervais (56), Blanchard (57), W. K. Parker (68) und vor allem Huxley (68), denen sich namentlich Sclater (80), Oustalet (80), Newton (85) und Stejneger (85) anschlossen. Auch der Zusammenhang zwischen den einzelnen Gruppen (Familien) der Galli (Alectoromorphae Huxley) wurde von verschiedenen Autoren mehr oder minder tiefgreifend gelockert oder gelöst. So wurden unter anderem die Megapodiidae von dem Gros der übrigen Galli abgetrennt und den Grallae (Cuvier 17, 29, De Selys 42, Kaup 44 u. A.) oder Passeres (Blyth 38) oder Accipitres (Swainson 36/37) zugesellt, während andererseits Sundevall (35) und Liljeborg (66) die Megapodiidae und Cracidae weitab von den übrigen Galli in ganz entfernte Subklassen, die ersteren zu den Altrices, die letzteren zu den Praecoces brachten. Eine glücklichere Einteilung wurde insbesondere von Sundevall (44), Reichenbach (52), Milne-Edwards (67—72) und namentlich Huxley (68) gegeben, wonach die Peristeropodes mit den Ff. Megapodiidae und Cracidae und die Alectoropodes mit den Ff. Numididae, Meleagridae und Phasianidae unterschieden wurden [1]). Ich konnte mich 88 auf Grund eigener Untersuchungen in allem wesentlichen sowohl bezüglich der Stellung der Galli als bezüglich ihrer einzelnen Abteilungen an Huxley ausschließen; doch beschränkte ich mich auf die 3 Familien der Megapodiidae, Cracidae und Gallidae s. Alectoropodes [1]). Von den späteren Autoren sind in der Hauptsache auch Zittel (90), Lydekker (91), Gadow (92, 93), Ogilvie-Grant (93), Haeckel (95), Newton (96), Beddard (98), Evans (99) und Sharpe (99) seinem Beispiele gefolgt, während Cope (89) mit den Megapodiidae und Cracidae noch die Pteroclitidae, Dididae und Columbidae (zu den Pullastrae) vereinigte, Reichenow (90) dem O. Rasores außer den gallinen Familien auch die Crypturidae und Opisthocomidae ein-

1) Huxley unterschied zugleich die Peristeropodes als notogäische und die Alectoropodes als arktogäische Alectoromorphae. Darin konnte ich ihm nicht folgen, sondern gelangte zu anderen Anschauungen (Untersuchungen etc. 88). Auch gab ich den 3 alectoropoden Familien Huxley's nur den Rang von Subfamilien und stellte damit die Alectoropodes als bloße Familie auf.

verleibt ließ, Seebohm (90) und Sharpe (91 A) mit ihnen die Crypturi, Pygopodes, Fulicariae, Grallae, Limicolae und Gaviae zum O. Gallo-Grallae verbanden, die Columbae aber ganz von ihnen entfernten, und Sharpe (91 B) aus den SOo. Megapodii, Craces, Phasiani sowie den SOo. Hemipodii, Pteroclites und Geophapes den O. Galliformes bildete, welchen er zwischen die Oo. Crypturiformes und Columbiformes stellte. Gadow (93) befürwortete nahe Beziehungen der Galli zu den Opisthocomi, Mesoenates und Turnices (Hemipodii) und vereinigte alle vier zu den Galliformes; Beddard (98) stellte sie zwischen Columbae und Opisthocomi, gab ihnen aber einen weit entfernten Platz von den Crypturi in seinem neueren System. Sharpe (99) unterscheidet wie ich, und nur im Familienrange von mir abweichend, die SO. Megapodii, SO. Craces und SO. Phasiani (mit den Ff. Tetraonidae, Phasianidae, Numididae, Meleagridae und Odontophoridae)[1]). Weitere Untersuchungen verdanken wir namentlich Shufeldt (88, 93), Studer (89), Brandis (96) und Clark (98); Brandis hob die Aehnlichkeit des Kleinhirns der Galli und Opisthocomi und seine große Verschiedenheit gegenüber dem der Rallidae hervor. — Die fossile Kenntnis erhielt durch Shufeldt (91), Ameghino (91), Lydekker (91, 93), Milne-Edwards (92), Depéret (92) und Lucas (00) manche Bereicherungen, von denen namentlich des Letzteren Fund, Gallinuloides Lucas aus dem nordamerikanischen Eocän als Vertreter einer neuen, in der Nähe der Cracidae stehenden Familie (Gallinuloididae), besondere Beachtung verdient. Die neuen und die schon früher bekannten alectoropoden fossilen Galli (Palaeotetrix Shufeldt, Palaeortyx Milne-Edwards, Palaeoperdix Milne-Edwards, Taoperdix Milne-Edwards, Palaeocryptonyx Depéret, Anissolornis Ameghino [?], nebst verschiedenen besonderen Species der noch lebende Vertreter besitzenden Gattungen Tetrao, Pediocoetes, Perdix, Phasianus, Gallus, Meleagris) reichen zum Teil bis in das Eocän (Palaeortyx, Taoperdix, Gallinuloides), sehr viele in das Miocän und erweisen sich durchweg als Formen von der gleichen Entwickelungshöhe wie die lebenden Galli. Danach kann das hohe Alter und die frühe Ausbildung der Galli beurteilt werden; direktere Aufschlüsse über die Genealogie und die Relationen der Galli zu anderen Vogelabteilungen sind aber daraus

1) Sharpe unterschied mehr Subfamilien als ich, indem er an Stelle meiner Gallinae verae die 3 Ff. Tetraonidae, Phasianidae und Odontophoridae aufstellte.

Digitized by Google

nicht zu gewinnen. Der morphologische Bau weist den peristeropoden Formen und unter diesen den Megapodiidae die tiefste Stelle an; die Cracidae und Gallinuloididae stehen etwas höher; eine noch höhere Entwickelung weisen die alectoropoden Gallidae auf, von deren Unterabteilungen die vereinzelten Numidinae und Meleagrinae mehr aberrante und nicht so hoch stehende Subfamilien repräsentieren wie das alectoropode Gros der Gallinae verae (mit ihren Subfamilien engeren Ranges). In allen Hauptsachen stehe ich auf dem Standpunkte von 88; die Familie der Gallinuloididae habe ich nur teste Lucas übernommen, da ich von den bezüglichen Resten keine Anschauung habe.

Die nur aus einem noch lebenden neotropischen Vertreter bestehenden *Opisthocomi* sind im Laufe der Zeit in mannigfaltigster Weise bald dahin, bald dorthin gestellt worden. Palamedeae, Accipitres, Limicolae, Eurypygae, Rallidae, Hemipodiidae, Mesoenates, Galli, Pteroclites, Columbae, Psittaci, Cuculidae, Musophagidae, diese oder jene anderen Coracornithes und unter diesen wieder verschiedene Passeres sind im buntesten Wechsel als ihre Verwandten angesprochen worden, wobei die Relationen zu den Galli (Mehrzahl der Autoren), Columbae (namentlich Latreille 25 und L'Herminier 37), Psittaci, Cuculidae und Musophagidae (Schlegel, Garrod 79) eingehendere Begründung fanden. Auf ihre ziemlich isolierte Stellung haben zugleich L'Herminier (Dysodes Vieillot) und Huxley (Heteromorphae, 68) aufmerksam gemacht. Ich entschied mich 88 für die relativ nächsten Relationen zu den Galli und für eine recht frühe Abzweigung von dem alten Stamm der Galliformes, womit ein eigenartiger isolierter Entwickelungsgang (Vermengung von recht primitiven Zügen und sekundären Specialisationen) sich verband; auch entferntere Beziehungen zu den Columbae und noch fernere zu den Cuculidae und Musophagidae wies ich nicht ab. Seitdem ist die Anatomie und Pterylose von Opisthocomus von verschiedenen Untersuchern (Beddard 89, W. K. Parker 91, Gadow 91, Pycraft 95, Mitchell 96, Brandis 96) des weiteren studiert worden; auch der eigenartige Habitus des Embryos und Dunenjungen gab Gelegenheit zu mancher Beobachtung und Schlußfolgerung (Young 88, Sclater 89, Beddard 89, Quelch 90, W. K. Parker 90). Die überwiegende Mehrzahl der Autoren, insbesondere Stejneger (85), Cope (89), Gadow (92, 93), Ogilvie-Grant (93), Haeckel (95), Newton (96), Brandis (96), Beddard (98) und Evans (99), tritt für die relativ nächsten Beziehungen zu den Galli ein, wobei die Opisthocomidae entweder den Galli-

formes einverleibt oder in selbständiger Stellung (Subordo oder Ordo) neben dieselben gestellt werden. Seebohm (90) und Sharpe (91 A) trennen sie ganz von den Galli ab und bringen sie in großer Entfernung von diesen unter die Fulicariae (zwischen Otididae und Cariamidae); doch hat Sharpe (91 B, 99) diese ganz unnatürliche systematische Position bald aufgegeben und die Opisthocomiformes als selbständigen Ordo zwischen die Oo. Columbiformes und Ralliformes (durch die Oo. Columbiformes, Pteroclidiformes und Hemipodii von dem O. Galliformes getrennt) gestellt, während Milne-Edwards (91) sie zwischen Columbidae und Musophagidae brachte. — Die fossile Kenntnis liegt noch ganz im Dunkeln. Ueber die interessante Filholornis Milne-Edwards aus dem französischen Eocän, bei welcher der berühmte französische Ornitholog und Paläontolog die relativ größten Annäherungen zu Opisthocomus fand, sind die Akten noch nicht geschlossen. Der morphologische Bau von Opisthocomus läßt eine reiche fossile Fauna erwarten, die hinsichtlich der Beziehungen zu den Galli und Coccyges (Cuculidae und Musophagidae), vielleicht auch zu den Columbae Aufklärung geben mag. Von diesen Schätzen ist noch nichts gehoben. Die weitgehenden, an die erste Beobachtung des Embryos geknüpften Schlüsse W. K. Parker's und Anderer (primitiver, straußartiger Cracide, reptilischer Vogel mit Anklängen an die Amphibien) [1]) beruhen auf einer erheblichen Ueberschätzung der Besonderheiten dieses gewiß recht interessanten Reliktes, das vermöge seiner Isolierung neben seinen specifischen Anpassungen manches Primitive bewahrte, aber von den Reptilien oder gar Amphibien viel weiter absteht als zahlreiche andere Vögel. Nach wie vor halte ich fest, daß Opisthocomus als Vertreter der G. *Opisthocomi* von allen Vögeln der G. *Galli* am nächsten steht und mit ihnen zusammen den SO. **Galliformes** bildet.

Die Galliformes verband ich 1888 mit den Crypturiformes und Apterygiformes zum O. **Alectorornithes.** Unter Berücksichtigung der unbedeutenden, oben angegebenen Modifikationen setzt sich diese Ordnung folgendermaßen zusammen:

1) Diese behauptete primitive Stellung von Opisthocomus wurde von Osborn (00) für die Verwandtschaft der Vögel mit den Dinosauriern verwertet.

Digitized by Google

O. Alectorornithes (Chaemaeornithes)	SO. **Apterygiformes**	G. *Dinornithes*		F. Dinornithidae
		G. *Apteryges*		F. Apterygidae
	SO. **Crypturiformes**	G. *Crypturi*		F. Crypturidae
	SO. **Galliformes**	G. s. lat. *Galli*	G. s. str. *Galli*	F. Megapodiidae
				F. Cracidae
				F. Gallinuloididae [1])
				F. Gallidae s. Alectoropodes [2])
			G. s. str. *Opisthocomi*	F. Opisthocomidae

Die G. *Pteroclites*, F. Pteroclitidae, habe ich 1888 mit der G. *Columbae* zu dem intermediären SO. **Columbiformes** vereinigt.

Ueber die Stellung der Pteroclitidae, einer wenig zahlreichen Familie, deren Vertreter sich in Asien, Afrika und dem angrenzenden Europa finden, sind die Kontroversen nicht so bedeutende wie bei den vorhergehenden Abteilungen. Die Beziehungen zu den Limicolae (insbesondere Thinocorythidae) sind seit Liljeborg (66) von zahlreichen Autoren anerkannt und die zu den Galli und Columbae seit alter Zeit hervorgehoben. Nur über die gegenseitige Abschätzung des Grades der Verwandtschaft zu diesen 3 Abteilungen differieren die Anschauungen der Autoren sehr erheblich [3]). Auch auf Relationen zu den Hemipodiidae, Mesoenatidae und Crypturidae ist von einzelnen Ornithologen hingewiesen worden. Manche haben die Pteroclitidae mit den Thinocorythidae direkt vereinigt (Liljeborg 66, Gervais 77, Bogdanow 81) oder neben die Limicolae gestellt (Garrod 74, Forbes 81). Andere haben sie den Galli einverleibt oder mit ihnen resp. einem Teile von ihnen verbunden; noch andere haben eine intermediäre Stellung zwischen Galli und Columbae hervorgehoben (Huxley 68, Elliot 78 u. A.); die Meisten vertraten nähere Beziehungen zu den Columbae, wobei von einigen von nennenswerten Verwandtschaften mit den Galli selbst abgesehen wurde (insbesondere Garrod und Forbes). Auch wies man ihnen eine ganz separate Stellung an. Ich habe mich 88, darin am meisten mit Milne-Edwards übereinstimmend, für eine Position zwischen Galli und Columbae, aber in erheblicherer Nähe zu letzteren entschieden,

1) Auctore Lucas.

2) Vergl. auch p. 591 Anm. 2.

3) Hinsichtlich der Details der systematischen Anschauungen verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88.

Digitized by Google

zugleich aber auch die Relationen zu den Limicolae hervorgehoben und in diesen, weil die Limicolae eine tiefere, die Columbae eine höhere Stellung einnehmen als die Pteroclites, die Galli aber in der einseitigen Specialisierung sehr weitgegangen sind, das für die Erkenntnis der Genealogien wichtigere Moment erblickt. Die systematischen Arbeiten nach 88 sind in entsprechender Weise weitergeführt worden und, je nachdem der eine Autor diese, der andere jene Relation in den Vordergrund stellte, zu verschiedenen Resultaten gelangt. Cope (89) hat im Anschlusse an einzelne Ornithologen Pteroclites, Columbae und peristeropode Galli [1]) zu den Pullastrae vereinigt, damit aber keinen glücklichen Griff gethan. Das Gleiche gilt für Seebohm (90), Sharpe (91 A) und Reichenow (97—00), welche die Pteroclites neben die Turnicidae (Seebohm und Sharpe zwischen sie und die Fulicariae, Reichenow zwischen sie und die Ibididae) reihen. Zittel (90), Lydekker (91), Gadow (92, 93), Newton (96), Beddard (98) und Evans (99) heben die näheren Beziehungen zu den Columbae hervor, wobei Gadow, ähnlich wie Garrod, beide (Pteroclo-Columbae) mit den Limicolae zu den Charadriiformes verbindet [2]), dagegen die Beziehungen zu den Galli als entfernte bezeichnet. Sharpe (91 B) stellt sie sub Galliformes zwischen Hemipodii und Geophapes, jedoch in Entfernung von den anderen Columbae, läßt aber 99 mit Recht die auf vereinzelte und ungenügende Merkmale begründete Abtrennung der Geophapes von den Columbae wieder fallen und stellt dementsprechend den O. Pteroclidiformes zwischen die Oo. Hemipodii und Columbiformes. Ogilvie-Grant (93) behandelt sie als besonderen O. neben den Galli, und Shufeldt (01) folgt Huxley in der rein intermediären Stellung zwischen den Galli und Columbae. — Fossile Pteroclites sind von Milne-Edwards aus dem französischen oberen Eocän und Miocän beschrieben und von ihm der Gattung Pteroclis eingereiht worden. Wenn diese Bestimmung richtig ist, so spricht sie für das hohe Alter der Pteroclites und die frühe Fixierung ihrer Organisation. Die von den neueren Autoren betonten näheren Beziehungen zu den Hemipodii kann ich nicht anerkennen, auch nicht die sehr nahe Stellung zu den Galli; andererseits erblicke ich aber in der ausschließlichen Hervorkehrung der Beziehungen zu den Limicolae und der

1) Die alectoropoden Galli trennt er von den peristeropoden ab und stellt sie ganz für sich.

2) Auch Brandis (96) hebt die charadriine Bildung des Kleinhirns hervor.

Abweisung jeder gallinen Affinität auch ein einseitiges Vorgehen. Meine jetzigen Anschauungen sind noch die gleichen wie 88, d. h. Betonung der nächsten Verwandtschaft mit den Columbae, danach Relationen zu den Charadriiformes und den Galliformes.

Im Gegensatze zu der G. Pteroclites bildet die G. *Columbae* eine recht artenreiche und über die ganze Erde verbreitete Familie, deren systematische Stellung zu größeren Kontroversen Gelegenheit gegeben hat [1]). Neben den bereits bei den Pteroclites erwähnten Relationen zu den Limicolae (namentlich Thinocorythidae) [2]), Galli (resp. einem Teile derselben) und Pteroclites sind auch die Opisthocomi, Psittaci, Coccyges, Picariae, verschiedene andere Picariae und die Passeres von diesen oder jenen Autoren als ihre Verwandten angesprochen worden, wobei einzelne Autoren nach Linné's Vorgange die Relationen zu den Passeres in den Vordergrund stellten. Huxley (67) hat selbst neben den Beziehungen zu den Galli an solche zu den Vulturidae und Strigidae gedacht. Zahlreiche Autoren haben auch in ihnen vornehmlich auf Grund der Lebensweise eine ganz besondere Ordnung erblickt, die Brisson und Andere an die Spitze der Vögel stellten. Die Dididae speciell wurden vor der genaueren Kenntnis ihrer Knochenreste von vielen Ornithologen zu den Ratiten gebracht, von einzelnen auch neben die Impennes und Raptatores. Reinhardt (42) erkannte ihre wahren Beziehungen zu den Columbae, blieb aber geraume Zeit allein mit seinen Anschauungen; Milne-Edwards faßte sie als eine den Columbae benachbarte und ihnen gleichwertige Abteilung auf. Ich habe mich 88 für die nahen Beziehungen der Columbae zu den Pteroclites entschieden und, wie bereits erwähnt, beide Gentes zu dem intermediären SO. Columbiformes verbunden, wobei ich beide von einem selbständigen Seitensproß der Charadriiformes resp. Limicolae, und zugleich in der Nachbarschaft der Galliformes, entstammen ließ, die Columbae gegenüber den Pteroclites als die höhere und reicher entfaltete Gens der Columbiformes auffaßte und zugleich gewisse Relationen zu den noch höher stehenden Psittaciformes anerkannte. Als parallele Familien der Columbae acceptierte ich im teilweisen Anschluß an Reinhardt und Milne-Edwards die Columbidae und Dididae. Von den Autoren nach 88 haben Seebohm (90) und Sharpe (91 A) eine

1) Hinsichtlich der Details verweise ich auf die Untersuchungen etc. 88.

2) Auch die Chionididae sind als die specielleren Verwandten der Columbae ausgegeben worden (Swainson 36/37).

Digitized by Google

Stellung der Columbae in ihrer SCl. Passeriformes (zwischen Coccyges und Pico-Passeres) angenommen und sie zugleich weit von den Pteroclites und Galli entfernt; auch Reichenow (90, 97/00) giebt ihnen gegenüber diesen beiden letzterwähnten Abteilungen einen ganz selbständigen Platz, indem er sie nach dem Vorgange verschiedener älterer Ornithologen als selbständigen O. Gyrantes (zwischen den Oo. Rasores [insbesondere Pteroclites oder selbst entfernt von ihnen s. sub Pteroclites] und Raptatores stehend) auffaßt. Sharpe brachte sie 91 B als besonderen O. Columbiformes (von denen er wegen des turnix-ähnlichen Sternums die Geophapes abtrennte und neben den Pteroclites dem O. Galliformes einrangierte) zwischen die Oo. Opisthocomiformes und Galliformes, 99 als O. Columbiformes (mit den SOo. Columbae und Didi) zwischen die Oo. Pteroclidiformes und Opisthocomiformes, Beddard (98) zwischen die Pteroclites und Galli. Cope (89) vereinigte sie mit den Pteroclites und peristeropoden Galli zu den Pullastrae; auch Shufeldt (01) bezeichnet die Relationen zu den Galli als die nächsten, die zu den Limicolae und nach diesen zu den Crypturi und Hemipodii als die ferneren und weist diejenigen zu den Vulturidae und Strigidae (Huxley) ab. Gadow (92, 93) und Evans (99) vertreten nähere Beziehungen zu den Pteroclites (mit ihnen die Columbiformes resp. Pteroclo-Columbae bildend) und demnächst zu den Limicolae, sprechen sich jedoch gegen solche zu den Galli aus. Gleichfalls für die Verbindung mit den Pteroclites treten Zittel (90), Lydekker (91) und Newton (96) ein, wobei sie beide den Galli bald näher, bald ferner stellen. Salvadori (93) referiert nur die Ansichten anderer Ornithologen und erklärt im übrigen die Verwandtschaftsverhältnisse für dunkel. Auch bezüglich der systematischen Einteilung der Columbidae sind wir noch fern von einer einheitlichen Auffassung: namentlich stehen sich die Systeme von Salvadori-Sharpe-Shufeldt und von Garrod-Beddard fast diametral gegenüber. — Die fossile Kenntnis der Columbidae ist eine sehr unzureichende. Außer einer Species von Columba aus dem französischen Miocän stammen die anderen bekannten Reste aus dem Pleistocän oder noch neuerer geologischer Zeit (Lithophaps de Vis, Columba spec., Progura de Vis). Auch die bisher bekannten Dididae Pezophaps und Didus, um deren Kenntnis in neuerer Zeit namentlich E. Newton und Gadow (92) sich verdient gemacht haben, sind jüngsten Datums und zum Teil erst in historischer Zeit ausgestorben. Keine von diesen Formen, am allerwenigsten aber die Dididae, wirft Licht auf die Vor-

Digitized by Google

geschichte der Columbae, so daß phylogenetische Schlüsse zur Zeit nur auf Grund der morphologischen Befunde gezogen werden können. — Meine jetzigen Anschauungen sind die gleichen wie 88, Die Dididae haben sich wohl ziemlich früh vom Aste der Columbae abgezweigt und in ihrem isolierten Inselleben zu großen, flugunfähigen und specifisch differenzierten Tieren ausgewachsen, während das Gros der kleiner und flugfähig gebliebenen Columbidae neben specielleren Zügen eine größere Summe von mehr generellen Charakteren wahrte. Ein gutes natürliches System der Columbidae ist noch Desiderat; von den beiden oben erwähnten beruht das letztere mehr auf anatomischen Merkmalen als das erstere, aber die speciellere Anwendung derselben trägt dem quantitativen Verhalten mehr Rechnung als dem qualitativen und zeigt damit einen schwachen Punkt. — Dididae und Columbidae bilden die G. *Columbae* und diese verbindet sich mit der G. *Pteroclites* zum SO. **Columbiformes,** der eine intermediäre Stellung zu den Charadriiformes, Galliformes und Psittaciformes einnimmt, wobei charadriiforme, vielleicht am meisten an die Thinocorythidae erinnernde [1]) Typen den Ausgang gaben, während die Galliformes und Psittaciformes einen parallelen Entwickelungsgang neben den Columbiformes einschlugen und, soweit die Psittaci hierbei in Frage kommen, zu höherer Differenzierung gelangten als die höchsten Columbae.

Durch diese intermediäre Stellung zwischen Charadriiformes, Galliformes und Psittaciformes, welche letzteren, wie wir bald sehen werden, zu den Coracornithes überleiten, nehmen die **Columbiformes** einen ungemein wichtigen systematischen centralen Platz ein, welcher sich zwischen den 3 großen Ordnungen der Charadriornithes resp. Kolobathrornithes, der Alectorornithes und der Coracornithes befindet. Ich ziehe auch jetzt vor, ihnen diese intermediäre Stellung zu wahren und sie nicht ohne weiteres den Charadriornithes einzuverleiben, obwohl ich nicht verkenne, daß ihre Relationen zu dieser tiefer stehenden Ordnung die bedeutungsvollsten sind.

Ueber die in sich geschlossene Stellung der *Psittaci* besteht bei keinem Autor Zweifel. Werden sie auch von vielen Autoren

1) Selbstverständlich denke ich nicht daran, die räumlich isolierten und manche Besonderheiten darbietenden Thinocorythidae als Vorfahren der Columbiformes anzusehen. Aber wahrscheinlich gingen die letzteren unweit der Wurzel der Thincorythidae von dem ihnen Ursprung gebenden limicolen Aste ab.

Digitized by Google

in verschiedene Familien gesondert, so stehen dieselben einander so nahe, daß sie kaum einen höheren Rang als den von Subfamilien der einen F. Psittacidae beanspruchen dürften. — Viel schwieriger und bis auf den heutigen Tag nicht genügend beantwortet ist die Frage nach den ihnen genealogisch verwandten Vogelabteilungen. Sehr viele Ornithologen geben ihnen den Rang einer Unterordnung oder Ordnung und heben ihre völlige Isolierung gegenüber den anderen Vögeln hervor; zahlreiche andere reihten sie den Picae resp. Picariae oder den Scansores s. Zygodactyli ein, wobei die Zehenstellung das künstliche Bindeglied für diese außerordentlich heterogene Gruppe konvergent-analoger Vögel bildete. Brisson (1763) betonte nähere Beziehungen zu Crotophaga und Trogon; Garrod (1874) brachte sie in ziemlich selbständigem Range unter seinen Galliformes unter und gab ihnen zugleich eine Mittelstellung zwischen seinen Homalogonatae und Anomalogonatae. Auch zu den Accipitres, Striges und verschiedenen anderen zygodactylen Coracornithes wurden Verwandtschaften behauptet. Eine Anzahl Autoren (Lacépède 1801, Illiger 11, Kaup 36, Bonaparte 53, Fitzinger 56, Milne-Edwards 67/72 u. A.) bezeichnete zugleich die Psittaci als die am höchsten stehende Abteilung der Vögel. Ich gab ihnen 88 unter Hervorhebung ihrer isolierten Stellung und frühen Abzweigung den Rang eines intermediären SO. **Psittaciformes** und fand in den Columbiformes, Galliformes und Coracornithes (speciell den Coccygiformes und Coraciiformes derselben) die am wenigsten entfernten Vogelabteilungen; ihren Rang unter den Vögeln bezeichnete ich im großen und ganzen als einen mittleren, wenn ich auch hinsichtlich einzelner Züge eine höhere Differenzierung anerkannte. Stejneger (85) und Cope (89) brachten die Psittaci zwischen die Raubvögel (Tag- und Nacht-Raubvögel) und Picariae, und eine ähnliche Stellung in der Nähe der Raubvögel und dieser oder jener Abteilung der Coracornithes, aber jenseits der Galli und Columbae, wurde ihnen von Reichenow (90, 97—00), Seebohm (90), Salvadori (91), Sharpe (91 A, 00), Lydekker (91), Newton (96) zuerteilt. Zittel (90) brachte sie, wie ich, zwischen die Columbiformes und Coccygiformes. Gadow (92, 93) und Evans (99) vereinigten sie mit den Coccyges zu den Cuculiformes und stellten diese zwischen Columbiformes resp. Charadriiformes (inkl. Columbae) und Coraciiformes, zugleich als Repräsentanten der tiefsten Ordnung der Legio Coracomorphae. Aehnlich führte sie Haeckel (95) als ersten SO. des O. Coracornithes vor dem SO. Cuculi-

Digitized by Google

formes auf. BEDDARD (98) wies auf morphologische Aehnlichkeiten mit den Accipitres und Columbae hin, legte aber den Schwerpunkt auf die Beziehungen zu den Cuculi und Musophagae, die er wieder, gleich GARROD, zu den Galliformes in Beziehung brachte, und stellte sie an das Ende der Homalogonatae als deren höchste Abteilung. SHARPE (91 B) gab ihnen, weitab von den Galli und Columbae, einen Platz zwischen den Coccyges und Scansores. BRANDIS (96) vermißte in ihrer Kleinhirnbildung Anschluß an irgend eine der erwähnten Abteilungen und fand höchstens Anklänge an das Verhalten der Upupidae und Bucerotidae. — Für die Einteilung des Psittacidae gilt beinahe, soweit selbständige Untersuchungen in Frage kommen: tot rapita, tot census. Von 1 bis 9 Familien variieren die Aufstellungen der älteren und neueren Ornithologen, wobei die verschiedenartigsten äußeren und inneren Differentialmerkmale benutzt wurden und zu weitestgehenden Differenzen führten. Ueber die Systeme vor 88 habe ich bereits in den Untersuchungen Mitteilung gemacht. SALVADORI (91), dem SHARPE (00) folgt, unterscheidet die 6 Familien der 1) Nestoridae, 2) Loriidae, 3) Cyclopsittacidae, 4) Cacatuidae, 5) Psittacidae und 6) Stringopidae, welche GADOW (93) vornehmlich auf Grund der Zungenbildung zu den beiden Familien des Trichoglossidae (1, 2 und 3 SALVADORI's) und Psittacidae (4, 5 und 6 SALVADORI's) vereinigte. REICHENOW (93) erhob einige berechtigte Einwände gegen die Einteilung von SALVADORI. BEDDARD and PARSONS (93) unterschieden, vornehmlich nach dem Verhalten des Syrinx, zwei ganz davon abweichende Gruppen, und BEDDARD (98) folgte im wesentlichen GARROD's Einteilung (74), die, wieder auf anderen anatomischen Merkmalen beruhend, ganz differente Resultate zu Tage förderte. Stringops wird zumeist (auch auf Grund einer genaueren Schädeluntersuchung von D'ARCY-THOMPSON 99) als der am tiefsten stehende Papagei beurteilt, während namentlich MARSHALL (89) ihn als den höchsten anspricht; für die separierte Stellung von Nestor tritt namentlich D'ARCY-THOMPSON ein. Die paläontologische Kenntnis der Psittacidae gewährt keine Erleuchtung. Aus dem unteren Miocän Frankreichs ist ein fossiler Psittacus (Verreauxi) bekannt, andere Formen (Mascarinus, Necropsittacus, 2 Species von Nestor) sind erst in jüngster Zeit ausgestorben. — Ich kann zur Einteilung der Psittacidae, die trotz vieler verdienstlicher Arbeit nach wie vor ein Problem bleibt, nichts Positives beitragen, finde aber, daß hier verschiedene rein quantitative, sowie ganz sekundäre Anpassungsmerkmale (so z. B. auch die Zunge,

Digitized by Google

welche nach Lucas' Ausführungen auf Grund der Nahrung eine ungemeine Umbildungsfähigkeit zeigt) verwendet wurden, die irreführend wirken. Im wesentlichen wie 1888 stelle ich die Papageien als SO. **Psittaciformes**, G. *Psittaci*, F. Psittacidae zwischen Coccygiformes, Coraciiformes (inkl. Striges), Columbiformes und Galliformes, und zwar den ersteren (Coccygiformes) am meisten genähert, ohne aber für eine Verbindung mit ihnen einzutreten. Die behaupteten Beziehungen zu den Accipitres (Tagraubvögeln) halte ich großenteils für Konvergenz-Analogien. Nach meiner Anschauung bilden die Psittaciformes eine wirklich intermediäre, sehr isolierte und sehr einseitig entwickelte Abteilung zwischen den tiefer stehenden Charadriornithes und Alectorornithes und den im ganzen höheren Coracornithes, wobei sie aber in gewissen Diffenzierungen eine Entwickelungshöhe erreicht haben, welche diejenige der tieferstehenden Typen der Coracornithes übertrifft. Die von einigen Ornithologen (s. oben) behauptete Stellung an der Spitze der Vögel beruht auf einer Ueberschätzung und zum Teil auch falschen Deutung gewisser einseitiger Differenzierungen (Großhirn, Fähigkeit der Wiedergabe von Klängen und Worten, Fußgebrauch u. s. w.).

Die von den beiden Familien der Musophagidae und Cuculidae gebildete G. *Coccyges* bildet zugleich den SO. **Coccygiformes**, welche mit anderen die im großen und ganzen primitivste Unterordnung der großen Ordnung der Baumvögel, O. **Coracornithes**, repräsentieren. Die nahe Verwandtschaft und Zusammengehörigkeit der beiden Familien ist in klarster Weise von Sclater (80, Coccyges) und W. A. Forbes (84, Semigallinae) ausgesprochen worden, nachdem schon früher von mehreren Autoren, darunter namentlich Huxley (67) und Garrod (74, 79), auf ihre relativ nahe gegenseitige Stellung hingewiesen worden war; auch Linné (1788/93) und Schlegel (1860) hatten die Musophagidae schon den Cuculidae eingereiht. Diese Verwandtschaft wurde durch die überwiegende Mehrzahl der späteren Untersucher (Stejneger 85, ich 88, Cope 89, Seebohm 90, Shelley 91, Sharpe 91—00, Gadow 92, 93, Newton 96, Brandis 96, Beddard 98, Evans 99 u. A.) bestätigt und durch neue anatomische Momente gestützt. Die Musophagidae repräsentieren die kleinere (zur Zeit aus 35 Species bestehende) und enger geschlossene, jetzt nur noch auf Afrika beschränkte Familie und bieten im Vergleich zu den Cuculidae ein ziemlich heterogenes Gemisch primitiver Züge und ein-

Digitized by Google

seitiger ziemlich hoher Differenzierungen dar, von denen aber die ersteren überwiegen und die Musophagidae daher als die etwas tiefere resp. den primitiveren Abteilungen der Cuculidae gleich stehende Familie der Coccyges beurteilen lassen. Die von älteren Autoren hervorgehobenen specielleren Verwandtschaften mit den Coliidae (Cabanis 50—63, Liljeborg 66), Bucerotidae (Bonaparte 54), Phytotomidae (Swainson 36/37, Bonaparte 54, Fitzinger 56/65, de Selys-Longchamps 70) und anderen Vertretern der Coracornithes haben sich nicht bewährt. Dagegen verdienen die bereits von Reichenbach (52), Bonaparte, Fitzinger, de Selys angegebenen und namentlich von Garrod (79) eingehender begründeten allgemeineren Beziehungen zu den Galliformes (insbesondere den Opisthocomi) Berücksichtigung, womit selbstverständlich keine intimen Relationen behauptet werden sollen, sondern nur eine nachbarliche Stellung des coccygiformen Zweiges der Coracornithes zu den an sich entfernten Alectorornithes. Die fossile Kenntnis der Musophagidae läßt zu wünschen übrig; die von Milne-Edwards hierher gerechneten Reste von Necrornis aus dem mittleren Miocän Frankreichs erscheinen keineswegs hinsichtlich ihrer Stellung gesichert und sind im günstigsten Falle nur hinsichtlich der früheren weiteren Verbreitung der Musophagidae von Interesse. — Die Cuculidae bilden mit über 200 Arten die umfangreichere und mannigfaltiger differenzierte, in ihren höheren Vertretern (Cuculinae) sich über die Musophagidae erhebende Familie. Die von älteren und neueren Ornithologen hervorgehobenen näheren und specielleren Beziehungen zu den Bucconidae (Illiger 11, Sundevall 44, Cabanis 47, 62, Milne-Edwards 67/72), Indicatoridae (Cuvier 29, Swainson 36/37, Bonaparte 50, 54, Cabanis 62, Liljeborg 66, Gray 69/71, Reichenow 82 u. A.), Picidae (Milne-Edwards 67/72), Trogonidae (Nitzsch 40, Sundevall 44, Zittel 90) haben, höchstens abgesehen von den Bucconidae, keinen genetischen Untergrund; doch sind auch hier wie bei den Musophagidae die Relationen zu den Galliformes (Opisthocomi) hervorzuheben (Garrod 74, 79). Die paläontologische Kenntnis zeigt nur eine wohlgesicherte Form aus dem oberen Eocän Frankreichs (Dynamopterus Milne-Edwards 92), sowie Phoenicophaes und Centropus aus dem Miocän, gewährt aber damit nur geographische, aber keine genealogischen Aufschlüsse. Die Einteilung der Cuculidae (6 Subfamilien von Shelley 91, dem Evans 99 und Sharpe 00 folgen, sowie 3 von Beddard 85—01) ergiebt noch große unvermittelte Divergenzen. Ich bin

Digitized by Google

sehr geneigt, Beddard's auf verschiedene anatomische Merkmale gegründete und der verschiedenen Entwickelungshöhe gut Rechnung tragendem Systeme (Centropodinae, Phoenicophainae als tiefere, Cuculinae als höhere Abteilung) den Vorzug vor dem Shelley's zu geben, glaube aber, daß noch viel bis zur definitiven Klärung dieser Frage zu untersuchen sein wird. — Die Stellung des SO. **Coccygiformes** ist nicht leicht zu bestimmen. Derselbe bietet unzweifelhafte Beziehungen zu den Galliformes, insbesondere den Opisthocomi, und auch zu den Psittaciformes dar, die ich indessen nicht so eng ziehen möchte, daß ich nach dem Vorbilde von Garrod (79) die Opisthocomi zwischen Musophagidae und Cuculidae stelle oder mit Gadow (93) die Psittaci mit den Coccyges zu den Cuculiformes vereinige. Ebenso glaube ich, daß Beddard (98), der die Musophagae und Cuculi zwischen die Opisthocomi und Psittaci stellt und mit diesen vier Abteilungen seine Homalogonatae beschließt, sie zu sehr von den übrigen Coracornithes abtrennt. Sharpe (00) andererseits, der sie weitab von den Psittaci zwischen die Trogones und Scansores bringt, trägt damit ihrer Verwandtschaft mit den Psittaci und ihrer Ausgang gebenden Stellung unter den Coracornithes nicht genügend Rechnung. Ich spreche die Coccygiformes als tiefste, den Galliformes und Psittaciformes am meisten zugekehrte Unterordnung der Coracornithes an und finde demgemäß gewisse, meist aber mehr oder minder vereinzelte verwandtschaftliche Züge zu den meisten anderen Abteilungen dieser Ordnung. Relativ am nächsten unter diesen dürften ihnen, wie auch Gadow (93) und Beddard (98) hervorheben oder andeuten, die Coraciiformes stehen, welche verwandtschaftliche Relation aber nicht zu überschätzen ist. Die Verwandtschaft mit den Bucconidae resp. Buccones (s. Galbulae), die ich 88 auf Grund der Untersuchungen anderer Autoren als eine ziemlich nahe bezeichnete, halte ich auch noch fest, doch liegt diese in einer anderen Richtung und erscheint mir jetzt als eine minder intime als damals.

Dementsprechend lasse ich auf die Coccygiformes den SO. **Coraciiformes** folgen, in denen ich 88 die 3 Gentes *Coraciae* (mit den Ff. Coraciidae und Leptosomatidae), *Caprimulgi* (mit den Ff. Caprimulgidae, Steatornithidae und Podargidae) und *Striges* (F. Strigidae) vereinigte. An die Coraciae schloß ich die *Todi* (mit den Ff. Todidae und Momotidae) an, und zwar als intermediäre Gens zwischen ihnen resp. den Coraciiformes und den Halcyoniformes.

Die G. *Coraciae* mit den Ff. Coraciidae und Leptoso-

Digitized by Google

matidae wurde von zahlreichen älteren Ornithologen in wechselnder Weise mit den Cuculidae, Musophagidae, Todidae und Momotidae, Meropidae, Alcedinidae, Trogonidae, Coliidae, Capitonidae, Indicatoridae und gewissen Passeres (namentlich Eurylaeminae, auch Piprinae, Pittinae u. a.) zusammengebracht, aber besonders von SCLATER (65, 80), GRAY (69/71), SHARPE (71), MILNE-EDWARDS et GRANDIDIER (79/85) und FORBES (84) in ihrer specielleren Zusammengehörigkeit erkannt. Ich bestätigte 88 diese Erkenntnis und fand zugleich, daß von anderen Gentes nach der einen Richtung hin die Caprimulgi und danach die Striges, nach der anderen die Todi und danach die Meropes, Upupae und Alcedines in Frage kommen. Auch damit gewann ich teilweisen Anschluß an STEJNEGER (85), der Coraciidae, Leptosomatidae, Caprimulgidae, Podargidae und Steatornithidae in seiner Spf. Coracoideae vereinigte. Die paläogäischen Coraciidae (mit 33 Arten) bilden den Ausgang der Gens und gehören, ähnlich wie die Coccyges, aber auf Grund einer anderen Verteilung ihrer Merkmale, auch zu den primitivsten Coracornithes; die kleine, nur aus 2 Species bestehende Familie der madagassischen Leptosomatidae repräsentiert einen besonderen einseitig entwickelten Zweig derselben. ZITTEL (90) und HAECKEL (95) vertreten meine taxonomischen Anschauungen. Auch SEEBOHM (90), SHARPE (91 A.) und HARTERT (92) verbanden die Coraciidae (inkl. Leptosoma), mit den Steatornithidae, Podargidae und Caprimulgidae, außerdem aber noch mit den Meropidae und Cypselidae zu den Coraciae, während SHARPE (92 B und 00) die Leptosomati und Coraciae zwischen Steatornithes und Podargi auf der einen und Halcyones auf der anderen Seite, aber entfernter von den Caprimulgi stellte und den Coraciiformes einverleibte. REICHENOW, GADOW, BEDDARD und EVANS brachten sie noch weiter ab von den Caprimulgidae, Podargidae und Steatornithidae nnd stellten sie bald zwischen die Momotidae und Upupidae (REICHENOW 90), bald zwischen die Bucerotidae und Trogonidae (REICHENOW 97/00), bald neben die Momotidae (GADOW 92, 93, EVANS 99), bald neben die Meropidae und Momotidae (BEDDARD 98). Den von den letzteren Autoren um sie gebildeten größeren Gruppen wurden außer ihnen noch die Meropidae, Todidae, Momotidae und Galbulidae (Coraciae BEDDARD's), oder Momotidae, Alcedinidae, Meropidae und Upupidae (Coraciae GADOW's), oder Bucerotidae, Alcedinidae, Meropidae, Upupidae, Momotidae, Todidae und zahlreiche Passeres Clamatores (Clamatores REICHENOW's 90), oder die Cypselidae, Caprimulgidae,

Podargidae, Steatornithidae und Meropidae (Coraciae Seebohm's, Sharpe's 91 A und Hartert's) oder die Steatornithes, Podargi, Halcyones, Bucerotes, Upupae, Meropes, Momoti, Todi, Caprimulgi, Cypseli und Colii (Coraciiformes Sharpe's 91 B, 00) eingereiht. — Ich halte hinsichtlich der Coraciidae und Leptosomatidae die 88 von mir vertretenen systematischen Anschauungen im wesentlichen fest. Beide sind, wie jetzt wohl allgemein anerkannt, aber nicht ganz gleich abgeschätzt wird [1]), nahe Verwandte; von anderen Vögeln stehen, wie schon erwähnt, auf der einen Seite die Caprimulgi (Caprimulgidae, Podargidae und Steatornithidae) und dann die Striges, auf der anderen die Todi und durch deren Vermittelung die Meropes, Upupae und Alcedines zu ihnen in mittleren verwandtschaftlichen Beziehungen, während ich die Cypseli und Passeres ihnen ferner stellen muß. Die Coraciidae stehen zugleich den Urformen, welche allen diesen Ausgang geben, relativ am nächsten. Ein Coraciide, wie es scheint, der auch Anklänge an Momotus darbieten soll, wurde im französischen Eocän gefunden (Geranopterus Milne-Edwards); ob die von dem gleichen Autor aus der gleichen Lokalität beschriebenen Reste von Leptosoma auch wirklich dahin gehören, steht sehr dahin.

In der G. *Caprimulgi* vereinige ich die Ff. Caprimulgidae, Podargidae und Steatornithidae. Die ersten bilden eine ansehnliche, fast kosmopolitische Gruppe (125 Arten), die zweiten beschränken sich in geringerer Anzahl (32 Species) auf das indoaustralische Gebiet, die letzten werden nur von einem neotropischen Vertreter gebildet. Hinsichtlich der nahen Beziehungen dieser 3 Familien sind in älterer und neuerer Zeit die Ansichten sehr auseinandergegangen. Ihre Zusammengehörigkeit ist von Johannes Müller (47), Bonaparte (50, 54), Cassin (51), Reichenbach (52), Des Murs (60), Sclater (66), Gray (69/71), Shufeldt (85), Stejneger (85) u. A. vertreten worden, während Andere nähere Beziehungen bald nur zwischen Caprimulgidae und Steatornithidae (Cabanis 47, 60, Cyton 58/81, Liljeborg 66, Forbes 84), bald zwischen Caprimulgidae und Podargidae (Cuvier 29, Swainson 36/37, Nitzsch 40, Joh. Müller 42), bald zwischen Steatornithidae und Podargidae (Fitzinger 56/65, Sundevall 72, Sclater 80, Beddard 86) hervorhoben. Auch zu den Glareolidae, Macrochires resp. Cypselidae, Trogones und gewissen Passeres

1) Manche Autoren machen Subfamilien, andere Familien oder selbst Unterordnungen aus ihnen.

Digitized by Google

(Eurylaeminae, Hirundininae) wurden früher nähere Relationen behauptet [1]); namentlich die zu den Cypselidae sind schon seit Joh. Müller (42, 47) wiederholt hervorgehoben worden.

Ich habe 88 die Caprimulgi als einen aberranten, an ein Dämmerungs- und Nachtleben angepaßten Zweigkomplex alter generalisierter Coraciiformes aufgefaßt, wobei ich in den Caprimulgidae den centraleren Hauptsproß, in den Podargidae und Steatornithidae einseitiger specialisierte Zweige erblickte, außerdem auch genetische Relationen zu den Striges angegeben, mich jedoch gegen die nahen Beziehungen zu den anderen herangezogenen Vogelabteilungen, namentlich auch den konvergent-analogen Cypselidae, ausgesprochen. Von den Autoren nach 88 sind Cope (89), Zittel (90), Reichenow (90), Seebohm (90), Sharpe (91 A), Gadow (92, 93), Haeckel (95), Newton (96), Hartert (97), Beddard (98), Evans (99), Dubois (00), Clark (01) für die Nachbarschaft der drei Familien eingetreten, wobei sie zugleich nähere Beziehungen zu den Cypselidae resp. Macrochires annahmen (Reichenow, Seebohm, Sharpe, Gadow, Hartert, Beddard, Evans, Dubois) oder ableugneten (Cope im Anschluß an Stejneger, Zittel, Haeckel, Newton, Clark). Sharpe (91 B, 00) sonderte die Caprimulgidae mehr von den Steatornithidae und Podargidae ab und brachte sie zu den Macrochires (Cypseli, Trochili) in näheren Verband. W. K. Parker (89) fand im Gaumen Brandis (96) im Kleinhirn erhebliche Differenzen zwischen den primitiveren Caprimulgidae und den höheren Podargidae und Steatornithidae, wie auch Clark (94) in der Pterylose und Pycraft (01) in der Gaumenbildung bei den beiden zuletzt erwähnten Familien höher entwickelte Modifikationen als bei den Caprimulgidae erblickten. Clark (01) betonte in der Pterylose nähere Beziehungen zwischen Podargidae und Striges als zwischen Caprimulgidae und Striges, zugleich aber erhebliche Differenzen gegenüber den Cypseli. — Irgend welche wichtigeren paläontologischen Funde, welche über die Vorgeschichte der Caprimulgi Aufschluß geben könnten, fehlen bisher. Ich stehe noch auf dem Standpunkte von 88. Der morphologische Bau spricht für die nahe Verwandtschaft der 3 Familien, von denen die Caprimulgidae die relativ primitiveren und generalisierteren, die Podargidae und Steatornithidae die specialisierteren Verhältnisse, letztere zugleich am meisten in der Richtung nach den Striges hin, aufweisen. Von sonstigen An-

1) Ueber die Verwandtschaft mit den Striges s. weiter unten.

knüpfungen an andere Vögel kommen für mich nur noch die Coraciidae und Striges in Frage, wobei ich natürlich diesen oder jenen Anklang an andere Familien nicht leugne. Von einer wirklichen näheren Verwandtschaft mit den Cypselidae habe ich mich trotz Gadow's ausführlich dargelegten Argumenten nicht überzeugen können, und ebensowenig kann ich mich mit der von Sharpe und Brandis angegeben Sonderung der Caprimulgidae von den Podargidae und Steatornithidae einverstanden erklären; was hier trennt, ist nicht das verschiedene die wirklichen Verwandtschaften bestimmende Quale, sondern nur der verschiedene Grad der Entwickelungshöhe.

Die G. *Striges*, welche durch die ziemlich gut in sich geschlossene kosmopolitische und artenreiche F. Strigidae (330 Species) vertreten wird, hat in ihrer systematischen Stellung große Wandlungen erfahren. In früherer Zeit wurden die Striges als Nachtraubvögel fast durchweg mit den Tagraubvögeln (Accipitres, s. oben p. 640—642) zu den Raubvögeln (Raptatores) verbunden, entweder als eine deren einzelnen Unterabteilungen gleichwertige Gruppe oder als größere ihnen in toto gegenüberstehende Abteilung [1]). Doch haben schon L'Herminier (28), Kaup (36), Reichenbach (52), Huxley (67), Garrod (73), Forbes (81), Newton (85), Shufeldt (85) auf diese oder jene Uebereinstimmungen mit den Caprimulgi hingewiesen, ohne jedoch dieselben in den Vordergrund zu stellen oder — mit Ausnahme von Kaup [2]) — weitere systematische Folgerungen aus ihnen zu ziehen. Mir zeigte 88 die genauere Untersuchung mehr fundamentale Uebereinstimmungen mit den Caprimulgi, namentlich den Steatornithidae sowie Podargidae, als mit den Accipitres; die mit den letzteren ließen sich auch zu einem guten Teile als bloße Konvergenz-Analogien (Anpassung an die Lebensweise von Raubvögeln) erklären, weshalb ich nicht zögerte, die Striges von den Accipitres abzusondern und zu den Caprimulgi (vornehmlich Steatornithidae als deren höheren, auch schon raubvogelartig specialisierten Vertretern) in nähere Verbindung zu bringen. Von den späteren Autoren halten W. K. Parker (89), Reichenow (90, 97—00), Seebohm (90) und Sharpe

1) Näheres s. Untersuchungen etc. (88).

2) Sehr bemerkenswert ist, daß in Kaup's ganz künstlichem, zahlreiche Irrtümer und unnatürliche Verbindungen enthaltendem Systeme (36) gerade die Stellung der Eulen, die hier von den Tagraubvögeln abgetrennt und in die nächste Nachbarschaft zu Podargus, Caprimulgus, Cypselus und Hirundo gestellt werden, überwiegend zu richtigem Ausdrucke gebracht wurde.

(91 A, B) noch die alte Verbindung mit den Accipitres fest; LYDEKKER (91) und SHARPE (99) geben ihnen eine selbständigere Stellung, aber noch neben den Accipitres (zwischen diesen und den Psittaci). ZITTEL (90), GADOW (92, 93), CLARK (94, 01), HAECKEL (95), NEWTON (96), BRANDIS (96), BEDDARD (98), EVANS (99) und SHUFELDT (00) vertreten einen dem meinigen entsprechenden Standpunkt. — Die Einteilung der Strigidae in die beiden Abteilungen der Asioninae (-dae) s. Buboninae (-dae) und der Striginae (-dae) ist nach NITZSCH's (40) und SCLATER's (79) Vorgange von der überwiegenden Mehrzahl der Systematiker angenommen und durch neue Untersuchungen von BEDDARD (88, 98) und SHUFELDT (00) bestätigt worden; Differenzen bestehen nur hinsichtlich des Ranges dieser beiden Abteilungen (ob Familien oder Subfamilien). Die paläontologische Kenntnis der Eulen ist ziemlich gefördert; im französischen und nordamerikanischen Eocän sind verschiedene fossile Asioninae (Asio, Bubo, Necrobyas) nachgewiesen, im Miocän Europas und Südamerikas tauchen neben Bubo auch Striginae (verschiedene Arten von Strix, sowie Badiostes) auf. Auch im Pliocän, Pleistocän und in den noch neueren Schichten wurden verschiedene ausgestorbene Strigidae gefunden.

Die genetischen Relationen der Caprimulgi und Striges zu einander und zu den Coraciae scheinen mir gesichert zu sein. Die Reste im unteren Tertiär, welche noch jetzt lebenden Eulengattungen gleichen, machen es zugleich wahrscheinlich, daß die Ausbildung des Eulentypus und seine Sonderung von primitiven Coraciiformes schon in recht früher (mesozoischer?) Zeit erfolgte.

In anderer Richtung mit jenen primitiven Coraciiformes ist die G. *Todi* mit den Ff. Todidae und Momotidae verwandt. Diese beiden kleinen neotropischen Familien (die Todidae mit 5, die Momotidae s. Prionitidae mit ca. 25 Arten) sind in früherer Zeit mit den verschiedensten Vögeln (auch mit Vertretern der Passeres) zusammengebracht, aber namentlich von NITZSCH (40), REICHENBACH (52), MURIE (72), GARROD (74, 78) und SCLATER (80) in ihrer gegenseitigen nahen Verwandtschaft erkannt und dabei bald den Coraciidae, bald den Meropidae, bald den Alcedinidae genähert wordon. Andere haben sie, wie mir scheint, aus unzureichenden Gründen weiter voneinander entfernt. FORBES (82) wies den Todidae zufolge genauer Untersuchung eine sehr primitive Stellung als separatem O. Todiformes zu, während er die Momotidae seinem SO. Halcyones des O. Piciformes einverleibte. Ich konnte auf Grund meiner Untersuchungen 88 FORBES nicht

Digitized by Google

folgen, sondern erblickte in den Todidae und Momotidae 2 selbständige, aber nahe verwandte Familien, die ich zu der zwischen Coraciae und Halcyones, und zwar letzteren mehr genähert, stehenden intermediären Gens *Todi* verband. Die Entwickelungshöhe derselben ergab sich mir als eine mittlere, die der Coraciae etwas übertreffende. Die Verwandtschaft der Todidae und Momotidae ist von den späteren Autoren festgehalten worden, wobei dieselbe bald als eine sehr nahe (Subfamilien nach Gadow 93), bald als eine etwas fernere (Subordines nach Sharpe 91 B, 00) bestimmt wurde. Sonst gab man ihnen eine Stellung zwischen Coraciae und Halcyones (Gadow 92, 93, Haeckel 95, Evans 99) oder innerhalb der Halcyones (und zwar neben den Alcedinidae nach Seebohm 90 und Sharpe 91 A), oder innerhalb der Coraciiformes (zwischen Caprimulgi und Meropes nach Sharpe 91 B, 00, oder zwischen Meropidae und Galbulidae nach Beddard 98). — Ich vertrete auch jetzt noch die intermediäre Stellung zwischen den Coraciae resp. Coraciiformes und den Halcyones resp. Halcyoniformes, welche beiden Abteilungen ich durch Vermittelung der Todi jetzt in einen näheren Verband bringe (siehe unten). Falls sich die Diagnose von Geranopterus aus dem oberen Eocän Frankreichs, der teils an die Coraciidae, teils an die Momotidae erinnern soll (Milne-Edwards 92), bestätigt, so würde darin auch eine die ersterwähnte Verwandtschaft vermittelnde Form vorliegen.

Der G. Todi schloss ich 88 den SO. **Halcyoniformes** mit den Gentes *Meropes* (F. Meropidae), *Bucerotes* (Ff. Upupidae und Bucerotidae) und *Halcyones* (Ff. oder Sbf. Halcyonidae [-nae] und Alcedinidae [-nae]) an. Die Verwandtschaft dieser Abteilungen wurde schon seit alter Zeit von der Mehrzahl der Ornithologen erkannt, doch wurden ihnen verschiedene Familien als nähere Verwandte an die Seite gesetzt, welche dieses Epitheton nicht verdienen. Die mäßig große (über 40 Arten), vorwiegend palāotropische und nur einige paläarktische Ausläufer darbietende G. *Meropes*, F. Meropidae, wurde von den meisten Ornithologen vor 88 mit den Bucerotidae, zum Teil auch Upupidae, den Alcedinidae, sowie den Todidae und Momotidae, von mehreren auch mit den Coraciidae und (mitunter) den Caprimulgi zu mehr oder minder großen Abteilungen (Syndactylae, Insessores etc.) verbunden. Temminck (20), Sundevall (44) und Bonaparte (54) stellten die Verwandtschaft mit den Alcedines, Liljeborg (66) die mit den Momotidae, Swainson (36/37) und Nitzsch (40) die mit den Coraciidae, Sclater (80) die mit den Todi und Coraciae

Digitized by Google

in den Vordergrund. Brisson (1763), L'Herminier (28), Cabanis (47, 59) u. A. traten für die Auffassung als besondere Abteilung ein. Andere Autoren (s. Untersuchungen 88) betonten außer zu den genannten Familien auch Relationen zu den Galbulidae, sowie auch zu gewissen tiefer stehenden Passeres (insbesondere Eurylaeminae und Piprinae). Garrod (74) reihte sie mit den Coraciidae, Steatornithidae, Caprimulgidae (inkl. Podargus), Galbulidae, Trogonidae, Bucconidae (?) und Passeres, aber unter Entfernung von den (zu den Piciformes gerechneten) Alcedinidae, Bucerotidae und Upupidae, seinen Passeriformes, Forbes (84) mit den Bucconidae, Galbulidae, Caprimulgidae, Steatornithidae, Podargidae, Trogonidae, Cypselidae und Trochilidae, und gleichfalls unter Absonderung der Alcedinidae, Bucerotidae und Upupidae seinen Meropiformes ein. Ich schloß mich 88 auf Grund meiner anatomischen Untersuchungen näher an diejenigen Autoren an, welche ziemlich nahe Verwandtschaften zu den Upupidae, Bucerotidae und Alcedinidae, danach zu den Todidae und Momotidae und weiterhin zu den Coraciidae annahmen, also außer den oben Genannten namentlich auch Cuvier (29), des Murs (60), Sundevall (72) und Stejneger (85) an, konnte aber in den auf eine recht einseitige Auswahl und Kombination vereinzelter Charaktere gegründeten Passeriformes, Meropiformes und Piciformes von Garrod und Forbes keinen Fortschritt erblicken[1]). Von den Autoren nach 88 vertraten Cope (89), Gadow (92, 93, der Coraciadae, Momotidae [inkl. Todus], Alcedinidae, Meropidae und Upupidae [inkl. Bucerotinae] zu den Coraciae verband) und, ihm folgend, Evans (99) ähnliche systematische Anschauungen wie ich; Brandis (96) fand in der Kleinhirnkonfiguration eine höhere Entwickelnng des coraciiden Typus; Beddard (98) vereinigte Galbulidae, Todidae, Momotidae, Meropidae und Coraciidae zu den Coraciae; Haeckel (95) bildete den SO. Halcyoformes mit den Meropes, Bucerotes (inkl. Upupidae), Halcyones und Picidae (s. lat.)[2]); Seebohm (90) und Sharpe (91 A und B, 92, 00) verleibten ihren die Meropidae enthaltenden Coraciae resp. Coraciiformes auch die Cypselidae resp. diese, die Trochilidae und die Coliidae ein. Somit noch jetzt bestehende Divergenzen, wie sie kaum größer gedacht werden können. — Ich werde nach nochmaliger Abwägung aller Instanzen zu keiner

1) Dies natürlich unbeschadet der sonstigen großen, von mir aufs höchste geschätzten Verdienste von Garrod und Forbes um die ornithologische Systematik.

2) Auch Rey vertrat Relationen zu Meropidae und Picidae.

Digitized by Google

wesentlichen Aenderung meiner systematischen Anschauungen von 88 gebracht; höchstens möchte ich die Relationen der Meropes zu den Bucerotes im Vergleich zu 88 als etwas minder nahe betrachten. Nach den damals erwähnten verwandten Vogelfamilien (s. oben p. 692) kommen für mich höchstens noch, und auch recht zweifelhaft, die Galbulae, Pici, Passeres, Colii und Macrochires in ziemlich ferner Relation in Frage. Die Paläontologie gewährt keinen Aufschluß über die Vorgeschichte der Meropes.

Die G. *Bucerotes* s. *Upupae* mit den Ff. Upupidae (nahezu 20 Arten) und Bucerotidae (über 70 Species) bilden gleichfalls eine paläogäische und vorwiegend afrikanische Versammlung von Vögeln, deren Zusammengehörigkeit bereits von Nitzsch (29, 40) richtig erkannt wurde; doch brauchte es lange Zeit und der Mithilfe von Untersuchern wie Blyth (38/39), Huxley (67), Murie (73), Garrod (74), Sclater (80) und Forbes (84), bis diese von der überwiegenden Mehrzahl der lediglich das Aeußere der Vögel berücksichtigenden Ornithologen ignorierte Anschauung zu allgemeinerer Geltung gelangte; hierbei wurden auch die Upupidae und Bucerotidae von fremder passeriner Zuthat (Epimachus, Promerops, Euryceros) gereinigt [1]). Auf Grund der Untersuchungen anderer Autoren und der meinigen unterschied ich 88 bei den Upupidae die Subfamilien Upupinae und Irrisorinae, bei den Bucerotidae die SbFf. Bucerotinae und Bucorvinae; das entspricht wohl der jetzt von den Meisten angenommenen Anschauung. Gadow (92, 93) und Evans (99) zogen die Vereinigung noch enger, indem sie die F. Upupidae mit den SbFf. Upupinae, Irrisorinae und Bucerotinae aufstellten, Sharpe (91, 00) dagegen weiter, indem er Upupidae und Bucerotidae zu dem Range von SbOo. Upupae und Bucerotes erhob. Stejneger (85) und der ihm folgende Cope (89) gaben den Upupidae (SpF. Upupoidae mit den Ff. Upupidae und Irrisoridae) eine selbständigere Stellung gegenüber den Bucerotidae (die sie mit den Meropidae, Todidae, Momotidae und Alcedinidae zu der SpF. Alcedinoideae erhoben). Reichenow (90, 97—00, 02) brachte zwischen beide die Alcedinidae und Meropidae. Seebohm (90), Sharpe (91 A), Salvin (92) und Ogilvie Grant (92) endlich wiesen beiden noch weiter voneinander entfernte Plätze an, indem die beiden ersten Ornithologen den SO. Upupae der SCl. Passeriformes, den SO. Bucerotes der SCl.

1) Auch hinsichtlich dieser Reinigung hat Nitzsch (40) die größten Verdienste.

Digitized by Google

Coraciiformes einverleibten, während Salvin die Upupae neben die Trochili, Og. Grant die Bucerotes zwischen die Halcyones und Trochili stellten. — Auch jetzt besteht für mich kein Zweifel hinsichtlich der nahen Verwandtschaft und Zusammengehörigkeit der Upupidae und Bucerotidae, welchen beiden ich nicht mehr als Familienrang geben kann; ob sie nur — durch die Sbf. der Irrisorinae verbundene — Subfamilien repräsentieren (Gadow, Evans), wage ich wegen mangelnder eigener Untersuchung des anatomischen Baues von Irrisor nicht zu entscheiden. — Die Stellung der Upupidae und Bucerotidae zu anderen Vogelfamilien ist ungemein wechselnd angegeben worden. Für die Upupidae (inkl. Irrisorinae) spielten bei der überwiegenden Mehrzahl der älteren Ornithologen die Beziehungen zu den Passeres (speciell zu Epimachus und Promerops) die vorwiegende Rolle, derart, daß sie direkt neben die Passeres gestellt oder ihnen einverleibt wurden, während dieselben Autoren den Bucerotidae sehr wechselnde Plätze neben den Musophagidae, Coraciidae, Todidae und Momotidae, Meropidae, Alcedinidae, Coliidae, Macrochires, Passeres (Euryceros) und Pici (Schnabel der Rhamphastidae!) anwiesen; selbst an die Opisthocomidae wurde gedacht (s. Untersuchungen 88). Die durch Nitzsch angebahnte bessere Erkenntnis von der Zusammengehörigkeit der Upupidae und Bucerotidae (s. oben p. 694) brachte zugleich richtigere Anschauungen über die Verwandtschaften, wobei an erster Stelle die Alcedinidae (Nitzsch 29, 40, Garrod 74), oder die Alcedinidae und Meropidae (Cabanis 59, Huxley 67, Reichenow 82, Stejneger 85 u. A.), oder die Alcedinidae, Meropidae, Todidae und Momotidae (Blyth 38/39, Lilljeborg 66), oder die Alcedinidae und Momotidae (Forbes 84), oder die Momotidae (Eyton 58/81), ferner auch die Coraciidae (Cabanis, Huxley, Reichenow), sowie weniger glücklich die Coliidae (Forbes) und Pici (Garrod, Forbes) angeführt wurden. Ich entschied mich 88 für nähere Beziehungen zu den Meropes und Halcyones, sowie mittlere zu den Todi. Von den späteren Autoren vertraten namentlich Cope (89), Sharpe (91 B, 00), Gadow (92, 93), Haeckel (95) und Evans (99) nähere Relationen zu den Halcyones und Meropes, sowie auch den Todi und Coraciae, während Beddard (89, 98), Seebohm (90), Sharpe (91 A und B, 00), Salvin (92), Grant (92) und Haeckel (95) außerdem auch Beziehungen zu den Trogones (Grant), Colii (Beddard 89, Sharpe 91 B, 00), Macrochires (Sharpe 91 B, 00, Salvin, Beddard 98) und Pici (Haeckel) annahmen. Rey vertrat selbst

Digitized by Google

die durch nichts begründete Anschauung, daß die Upupidae ein Bindeglied zwischen den Cuculidae und Picidae bildeten. — Ich stehe im wesentlichen noch auf dem Standpunkte von 88, halte aber jetzt die Relationen zu den Halcyones für etwas intimere als die zu den Meropes; darauf folgen die Todi und danach die Coraciae. Alle anderen angeführten Familien kommen in entfernterer Weise in Betracht. Die paläontologische Kenntnis der Bucerotes ist noch sehr wenig aufgeklärt; es handelt sich um Reste aus dem unteren und mittleren Tertiär Frankreichs, die von Milne-Edwards beschrieben wurden: der miocäne Limnatornis soll Aehnlichkeiten mit den Upupidae, der eocäne Cryptornis und der miocäne Homolopus solche mit den Bucerotidae darbieten. Doch genügen die vorhandenen Reste nicht, um Sicherheit zu gewähren, ob hier bereits ausgebildete Vertreter dieser Familien oder Zwischenformen zwischen beiden oder anderswohin gehörende Vögel vorliegen.

Die G. *Halcyones* s. *Alcedines* zeigt einen größeren Artenreichtum (200 Species) als die Meropes und Bucerotes, und ist auch über einen größeren Flächenraum der alten Welt ausgebreitet; mehrere Arten von Ceryle finden sich in Amerika. Mit anderen Ornithologen habe ich sie 88 in die beiden Abteilungen der Alcedinidae (-nae) und Halcyonidae (-nae) eingeteilt, wobei ich unentschieden ließ, ob sie Familien engeren Ranges oder Subfamilien repräsentierten. Jetzt bin ich geneigt, sie nur als Subfamilien (Alcedininae und Halcyoninae) einer einzigen F. Alcedinidae s. Halcyonidae aufzufassen. Das entspricht auch Sharpe's Einteilung (92, 00: Alcedininae und Daceloninae). Walker (88) beschreibt eine erhebliche Verschiedenheit in der Bildung des Quadratums beider Subfamilien, die indessen, wie auch andere anatomische Differenzen zwischen beiden, mehr adaptiver Art ist. — Die Stellung der Halcyones zu anderen Vogelabteilungen ist schon bei den vorhergehenden Gentes besprochen worden. Die Mehrzahl der älteren Ornithologen hat die nahen Beziehungen zu den Bucerotes richtig erkannt, und insbesondere waren es Nitzsch (29, 40), Joh. Müller (47) und Sclater (80), ferner auch Huxley (67), Milne-Edwards (67/72), Garrod (74) und Forbes (84), welche dieselben den Relationen zu allen anderen Vögeln voranstellten. Verschiedene Autoren (Brisson 1763, Illiger 1811, Temminck 20, Sundevall 44, Bonaparte 54, Burmeister 56, Eyton 58/81 u. A.) haben indessen diesen Relationen nicht Raum gegeben. Neben den Bucerotes sind die Meropes, Todi, Coraciae und Caprimulgi mit mehr oder weniger Berechtigung auch als

Digitized by Google

Verwandte der Halcyones angeführt worden; außerdem aber auch die offenbar ferner stehenden Musophagidae, Galbulidae, Coliidae, Cypselidae und Trochilidae, diese oder jene Vertreter der Pici, auch Repräsentanten der Passeres (Pipra) (s. Untersuchungen 88) Des Murs (60), Sundevall (72) und Stejneger (85) stellten die Gruppe Alcedinidae, Bucerotidae (mit oder ohne Upupidae), Meropidae, Todidae und Momotidae auf; Cabanis (47, 59) und Reichenow (82) brachten Alcedinidae, Bucerotidae, Upupidae, Meropidae und Coraciidae (inkl. Podargus und Eurylaemus) nahe zusammen; Huxley (67) und Milne-Edwards (67/72) verbanden die Alcedinidae, Bucerotidae (mit oder ohne Upupidae), Meropidae, Todidae, Momotidae und Coraciidae. Ich entschied mich 88 für die nächsten Relationen zu den Bucerotes s. Upupae und Meropes, danach zu den Todi und durch deren Vermittelung zu den Coraciae. Von der Mehrzahl der Autoren nach 88 wurde die Verwandtschaft zu den genannten Vögeln gleichfalls vertreten, wobei die Beziehungen zu den Coraciidae bald erwähnt (Reichenow 90, Sharpe 91 B, 00, Gadow 92, 93, Evans 99), bald mehr in den Hintergrund gestellt wurden (Cope 89, Seebohm 90, Sharpe 91 A, 92, Haeckel 95, Beddard 98). Auch nähere Beziehungen zu den Colii (Seebohm, Sharpe 91 A, 92, Beddard) und Pici (Haeckel, Beddard, Rey) wurden angegeben resp. durch die Stellung der Halcyones im System angedeutet. — Ich vertrete im wesentlichen noch den Standpunkt von 88, wobei ich aber die Verwandtschaft der Halcyones zu den Bucerotes jetzt enger ziehe als die zu den Meropes. Die Colii und Pici kann ich nicht als nähere Verwandte der Halcyones betrachten, wenn ich auch verschiedene gemeinsame Züge zwischen ihnen nicht in Abrede stelle. Die bisherige paläontologische Kenntnis gewährt keinen Aufschluß. Der von Owen (46) und Woodward (96) mit Wahrscheinlichkeit zu den Halcyones gerechnete Halcyornis aus dem unteren Eocän von Sheppey gehört nach Lydekker (91) und Andrews-Sharpe (99) in die Nähe der Laridae; auch sonstige hier angeführte Reste (Alcedo, Cryptornis aus dem französischen oberen Eocän) sind hinsichtlich ihrer Stellung höchst zweifelhaft.

Veranlaßt durch die weite Ausdehnung der Abteilung Coraciiformes, sowohl in der Auffassung von Sharpe (91 B, 00)[1]) wie

1) Der O. **Coraciiformes** von Sharpe besteht aus den SOo. *Steatornithes*, *Podargi*, *Leptosomati*, *Coraciae*, *Halcyones*, *Bucerotes*, *Upupae*, *Meropes*, *Momoti*, *Todi*, *Caprimulgi*, *Cypseli*, *Trochili*, *Colii*.

Digitized by Google

in der von Gadow (93) [1]), habe ich die gegenseitigen Beziehungen meiner SOo. Coraciiformes und Halcyoniformes nebst der zwischen sie gestellten intermediären G. Todi, welche drei einem Teile der Coraciiformes der beiden genannten Autoren entsprechen, nochmals erwogen, komme aber zu keiner neuen Aufstellung, welche von meiner früheren wesentlich abwiche. Die Grenzen der Coraciiformes von Sharpe erscheinen mir einerseits durch die Einverleibung der Cypseli, Trochili und Colii etwas zu weit, durch die Ausschaltung der Strigiformes etwas zu eng gezogen; die Coraciiformes von Gadow halte ich durch die Aufnahme der Cypseli, Colii, Trogones und Pici (inkl. Galbulidae) für zu sehr ausgedehnt. Dagegen bin ich jetzt geneigt, den aus meinen Coraciiformes, Todi und Halcyoniformes bestehenden Stock dieser Gruppe jetzt mehr zusammenzufassen als 88, derart, daß ich einen SO. **Coraciiformes** sens. lat. (**Halcyoni-Coraciiformes**) bilde, welcher aus den Gentes *Striges*, *Caprimulgi*, *Coraciae*, *Todi*, *Meropes*, *Bucerotes*, *Alcedines* besteht. Die Coraciae bilden hierbei den centralen primitiveren Sproß, von dessen Ursprung sich nach der einen Seite die Caprimulgi und Striges, nach der anderen die Todi, Meropes und Bucerotes+Alcedines abgezweigt haben.

Die G. *Trogones*, F. Trogonidae, repräsentiert eine ziemlich isolierte, mäßig große Abteilung (56 Species) heterodactyler Vögel, welche mit einigen primitiver gebildeten Arten die indische und afrikanische Tropenregion, mit der überwiegenden Mehrzahl der zugleich höher ausgebildeten Formen das neotropische Gebiet bewohnt; fossile Trogones sind auch im französischen Tertiär gefunden worden (Archaeotrogon venustus im oberen Eocän, Trogon gallicus im Miocän). Die Stellung der Trogones ist noch nicht gesichert. Der früher auf Grund ihrer Fußbildung ihnen angewiesene fehlerhafte Platz unter den zygodaktylen Scansores ist namentlich von Huxley (67) verbessert worden [2]). Wäre die Fußbildung für

1) Gadow's O. **Coraciiformes** wird gebildet von den *Coraciae* (mit den Coraciidae [Leptosomatinae, Coraciinae], Momotidae [Momotinae, Todinae], Alcedinidae, Meropidae, Upupidae [Bucerotinae, Irrisorinae, Upupinae]), *Striges* (mit den Strigidae), *Caprimulgi* (mit den Steatornithidae, Podargidae, Caprimulgidae), *Cypseli* (mit den Cypselidae und Trochilidae), *Colii* (mit den Coliidae), *Trogones* (mit den Trogonidae), *Pici* (mit den Galbulidae [Galbulinae, Bucconinae], Capitonidae [Capitoninae, Indicatorinae], Rhamphastidae und Picidae [Picinae, Iynginae]).

2) Auf die singuläre Zehenstellung wies schon Nitzsch (40) hin. Sclater gab ihr die gute Bezeichnung Heterodaktylie.

Digitized by Google

die Bestimmung der Verwandtschaften allein maßgebend, so müßten sie von den Zygodactylae so fern als möglich gestellt werden; jedenfalls würden zwischen ihnen und den letzteren die Anisodactylae stehen. Aber selbstverständlich bildet die Zehenstellung nur ein Moment, und noch dazu ein ziemlich untergeordnetes, das an sich die Verwandtschaften nur nebensächlich bestimmt. Die Beziehungen der Trogones wurden seit früher Zeit sehr wechselnd angegeben. Die meisten Autoren haben sie in erster Linie in die Nähe der Bucconidae (denen meist auch die Capitonidae einverleibt wurden), Galbulidae, auch dieser oder jener Familie der Pici (Capitonidae, Indicatoridae, Rhamphastidae) gebracht (z. B. Illiger 11, Nitzsch 40, Kaup 44, Sundevall 44, Burmeister 56, Eyton 58/81, Des Murs 60, Cabanis 62, Garrod 74, Sclater 80, Forbes 81, Reichenow 82, Stejneger 85). Ferner stellte man neben sie die Coccyges resp. diesen oder jenen Vertreter derselben (Brisson 1763, Illiger 11, Sundevall 44, Des Murs 60, Cabanis 02), die Coraciae (Nitzsch 40, Eyton 58/81), die Caprimulgi (Blyth 38/39, Kessler 41, Sundevall 72, Sclater 80), die Meropes (Garrod 74), die Macrochires, namentlich die Cypselidae (Blyth 38/39, Kessler 41, Reichenbach 52, Sundevall 72, Stejneger 85); auch auf Beziehungen zu den Passeres (Nitzsch 40 [gleiche Pterylose], Reichenbach 52, Eyton 58/81, Garrod 74) und Coliidae (Reichenow 71, 82) wurde hingewiesen. Einen relativ selbständigen Platz erteilten ihnen L'Herminier (28), Huxley (67), Milne-Edwards (67/72), Sclater (80) und Stejneger (85). Auch ich entschied mich 88 für eine ziemlich selbständige Stellung als intermediäre Gens zwischen den Coraciiformes (insbesondere den Caprimulgidae) und Pico-Passeriformes, wobei ich zugleich auf die Mischung primitiver Charaktere (großer Afterschaft, Schizognathie, gut entwickelter Proc. basipterygoideus, Sternum, verschiedene Muskeln) und ganz einseitiger Differenzierungen (vor allem die Heterodaktylie) hinwies, und schloß daraus auf ein relativ hohes Alter, was später durch Milne-Edwards' Entdeckung (91) eines wohl definierten Trogoniden aus dem Eocän (Archaeotrogon) eine gewisse Bestätigung fand. Von den späteren Autoren wurde die selbständige Stellung — als Ordo oder Subordo — zumeist zur Geltung gebracht. Seebohm (90) und Sharpe (91 A) stellten die Trogones zwischen die Columbae und Coccyges, Sharpe (91 B, 00) zwischen die Coraciiformes und Coccyges (mit specieller Nachbarschaft zu den Colii und Musophagae), Hartert (92) zwischen die Anisodactyli (speciell Bu-

cerotes) und Zygodactyli (speciell Scansores s. Pici), Haeckel (95) zwischen die Cypseliformes und Halcyoformes, Beddard (98) zwischen die Coraciae und Colii. Gadow verleibte sie seiner großen Abteilung Coraciiformes ein und stellte sie dabei 92 (ähnlich wie nach ihm Beddard) zwischen die Coraciae und Colii, 93 zwischen die Colii und Pici, wobei er hervorhob, daß sie im Stammbaum nahe an den Mittelast der Coraciiformes, und zwar in den Winkel, wo dieser Ast sich in Coraciae und in Striges + Caprimulgi teilt, zugleich in der Nähe der Colii, zu stellen seien. Auch hebt er, in teilweisem Einverständnis mit Newton und unter Hinweis auf die einfachere Konfiguration der asiatischen Formen, eine Ausbreitung der Trogones von der alten Welt nach der neuen und eine höhere Ausbildung derselben in der neuen Heimat hervor, worin man ihm gern zustimmen wird. Shufeldt betonte nähere Verwandtschaften mit den Coccyges, Reichenow (97—00) stellte sie neben die Coraciidae, W. K. Parker (89) machte (was aber schon Forbes 81 hervorhob) auf die schizognathe an Caprimulgidae und Trochilidae erinnernde Beschaffenheit des Kiefergaumenapparates aufmerksam, Brandis (96) betonte die große Aehnlichkeit des Kleinhirns der asiatischen Trogonidae mit dem der Coliidae. Danach dürften die genealogischen Anschauungen zur Zeit mehr als je abweichen. — Wie 88 fasse ich die Trogones als einen sehr alten, frühzeitig isolierten Sproß der Coracornithes auf, der zu mäßig hoher, einseitiger Entwickelung gelangte und zwischen den Coraciiformes und Pico-Passeriformes steht, wobei von den ersteren die Coraciae und Caprimulgi, von den letzteren die Colii, Macrochires und primitivsten Passeres ihm am meisten ihr Gesicht zuwenden, ohne aber irgendwie seine näheren Verwandten zu bilden. Gadow dürfte seinen Coraciiformes durch die Einverleibung der Trogones (wie auch der Cypseli, Colii und Pici) in dieselben allzu weite Grenzen gezogen haben, die mit dem Begriffe wirklicher Verwandtschaften sich kaum mehr vertragen. Sharpe, der ihnen Ordnungsrang neben dem O. Coraciiformes gab, steht wenigstens darin meinen Anschauungen näher. Wenn ich aber die intermediäre Stellung der Trogones zwischen meinen Coraciiformes und Pici-Passeriformes genauer abschätze, so würde ich mich für eine etwas größere Annäherung zu letzteren aussprechen.

In die Nachbarschaft der Trogones hatte ich 88 den an Zahl der Species alle anderen Vögel um ein Mehrfaches übertreffenden SO. **Pico-Passeriformes** gestellt, welchem ich die Gentes sens. lat.

Colii, *Macrochires* und *Pico-Passeres* (mit den Gg. sens. str. *Passeres* und *Pici*) einverleibte; hinsichtlich der Colii gab ich auch der Alternative Raum, ob dieselben eine intermediäre Gens resp. einen selbständigeren SO. Coliiformes repräsentierten. Diese Aufstellung fand teils Zustimmung und Nachfolge, teils Ablehnung. Ich behandle zuerst die einzelnen Gentes.

Die G. *Colii*, F. Coliidae, bildet eine kleine, zur Zeit nur auf 1 Gattung mit 14 Arten beschränkte Abteilung, die sich auf Afrika lokalisiert. Wenig Familien sind im System so herumgeworfen worden wie die Coliidae. Aeltere und zum Teil hervorragende Ornithologen haben sie in die Nachbarschaft der Coccyges (der Musophagidae oder der Cuculidae resp. beider) gebracht (s. Untersuchungen 88), worunter einige (Owen 35/36, Sundevall 35, 44, Blyth 38/39, Cabanis 47, Schlegel 57, Lilljeborg 66) selbst die ausschließliche Nachbarschaft oder Einverleibung in dieselben befürworteten; auch Reichenow (82) führt sie, ohne damit ihre natürliche Verwandtschaft auszudrücken, neben den Musophagidae. Selbst noch weiter entlegene Vögel, wie z. B. die Opisthocomi (Nitzsch 40, Reichenbach 52, Bonaparte 54, Cabanis 60, Gray 69/71, de Selys 70) oder die Psittaci (Wallace 76)[1]) wurden in ihre Nähe gestellt oder als ihnen sehr ähnlich bezeichnet. Fernerhin sind mehr oder minder nahe Beziehungen hervorgehoben worden zu den Coraciae (Vieillot 16, Sundevall 44, Stejneger 85), Caprimulgi (Joh. Müller 47), Momotidae (Joh. Müller 47, Forbes 84), Upupae (Bonaparte 54, Garrod 75), Alcedines (Sclater 80, Forbes 84, Stejneger 85), Cypselidae (Joh. Müller 47, Garrod 74) und zu dieser oder jener Unterabteilung der Passeres (Swainson 36/37, Reichenbach 52, Gray 69/71, de Selys 70); manche, namentlich ältere Autoren (Brisson 1763, Linné 1788/93, Illiger 11, Temminck 20, Cuvier 29, Lesson 29, Bonaparte 50 u. A.) verleibten sie selbst den Passeres ein. Garrod (75) vereinigte sie mit den Todidae, Momotidae, Alcedinidae, Bucerotidae, Upupidae und Picariae zu seinem O. Piciformes, Sclater (80) mit den Steatornithidae, Podargidae, Leptosomatidae, Coraciidae, Todidae, Momotidae, Meropidae, Irrisoridae, Upupidae, Bucerotidae und Alcedinidae zu den Picariae Anisodactylae, Forbes (84) mit den Momotidae, Alcedinidae, Irrisoridae (?), Upupidae und Bucerotidae zu seinem SO. Halcyones des O. Piciformes. Einen selbständigeren Platz wiesen ihnen Huxley (67, Gruppe a seiner Coccygomorphae),

1) Auch Garrod (74) wies auf Aehnlichkeiten mit Cacatua hin.

Murie (72, Coliomorphae) und Stejneger (85, SpF. Colioidae) an. Ich entschied mich 88 für eine relativ selbständige Stellung der kleinen, in früherer Zeit wohl reicher vertretenen, aber paläontologisch noch ganz unbekannten Gruppe, deren anatomischer Bau eine Verbindung gewisser, recht primitiver Züge mit Zeichen einer recht einseitigen und in dieser Einseitigkeit ziemlich hohen Entwickelung[1]) aufwies und damit für eine frühzeitige Abtrennung sprach. Als verwandte Gruppen boten sich mir die Pico-Passeres und Macrochires, danach die Halcyones dar; nach Abwägung aller Momente gab ich der Einverleibung in den weitgezogenen SO. Pico-Passeriformes den Vorzug. — Auch die Zeit nach 88 blieb weit entfernt, den Colii einen ruhigen Platz im System zu gewähren. Sie wurden bald neben die Musophagidae (Reichenow 90), Caprimulgidae (Reichenow 90, Gadow 92, Buri 00), Todidae und Momotidae (Sharpe 92), Alcedinidae (Seebohm 90, Sharpe 91 A, Beddard 98), Trogones (Gadow 92, 93, Beddard 98, Evans 99), Cypselidae und Trochilidae (Sharpe 91 B, 00, Gadow 92, 93, Evans 99, Buri 00) gestellt und zugleich den Strisores (Musophagidae, Coliidae, Caprimulgidae, Cypselidae, Trochilidae) Reichenow (90), den Halcyones (Todidae, Momotidae, Alcedinidae, Coliidae) von Seebohm (90) und Sharpe (91 A und 92), den Coraciiformes (Striges, Macrochires [inkl. Caprimulgidae], Colii, Trogones, Coraciae [Coraciidae, Momotidae, Alcedinidae, Meropidae, Upupidae]) von Gadow (92) und den Coraciiformes (Coraciae, Striges, Caprimulgi Cypseli, Colii, Trogones, Pici) von Gadow (93) und Evans einverleibt. Gadow (93) faßt zugleich die Macrochires, Trogones und Colii als drei gemeinschaftlich entspringende Zweige des Astes der Coraciiformes auf und stellt, wie ich, die Verwandtschaft zu den Macrochires (insbesondere Cypselidae) in den Vordergrund, legt aber, abweichend von mir, zugleich Gewicht auf die Beziehungen zu den anderen Coraciiformes. Brandis (96) findet im Verhalten des Kleinhirns primitive, denen der Cuculidae, namentlich aber Trogonidae nahestehende Verhältnisse. Buri (00) schließt sich auf Grund seiner myologisch-neurologischen Untersuchungen am gesamten Flügel mir an. — Ich sehe keine Veranlassung, meine systematischen Anschauungen von 88 zu ändern, sondern finde die Beziehungen zu den Macrochires, Cypseli und durch deren Vermittelung diejenigen zu den übrigen Pico-Passeri-

1) Zu den einseitigen Entwickelungszügen gehört auch die Pamprodactylie, die indessen nicht bleibend ausgebildet ist und nicht als ein schwerwiegendes Merkmal angesehen werden kann.

formes als so ausschlaggebende, daß ich sie diesen, nicht aber den Coraciiformes (mihi) zugeselle. Auch zu den Trogones bestehen einige Relationen. Wie schon 88 hervorgehoben, bilden sie einen schon sehr früh zu selbständiger und einseitiger Ausbildung gelangten Zweig des SO. Pico-Passeriformes, der zugleich den Trogones und danach den Coraciiformes zugekehrt ist.

Die G. *Macrochires* s. *Cypseli* mit den Ff. Cypselidae und Trochilidae repräsentiert eine erheblich umfangreichere Versammlung; die Cypselidae mit etwa 100 Species sind nahezu Kosmopoliten (wobei ihre primitivsten Formen die indo-australische Region bewohnen), die Trochilidae mit nahezu 600 Arten finden sich in Amerika und vorwiegend im neotropischen Gebiete. Auch hier sind die systematischen Anschauungen im Laufe der Zeit sehr auseinander gegangen, sowohl mit Rücksicht auf die gegenseitige Stellung beider Familien zu einander als auf ihre Relationen zu anderen Vogelabteilungen. Von zahlreichen älteren Ornithologen (so namentlich Linné, Cuvier, Swainson, Kaup, de Selys, Reichenbach), aber auch von Brehm (78/79) und Shufeldt (85/86) wurden Cypselidae und Trochilidae voneinander getrennt und zum Teil in recht differente Abteilungen versetzt: die Cypselidae brachte man meist in Verband mit den Hirundininae, die Trochilidae mit anderen Passeres (insbesondere den Nectarininae und Meliphaginae), auch mit den Upupidae. Aeußere Merkmale und ganz sekundäre Anpassungen, wie die Gestalt des Schnabels und der Zunge, die Art des Fluges, die Färbung des Gefieders etc., spielten hierbei die entscheidende Rolle. Die Mehrzahl brachte beide in nähere Stellung, aber zugleich in Verband mit anderen Vögeln, so namentlich den Caprimulgidae, sowie anderen Coraciiformes und verschiedenen Passeres (L'Herminier 28, Blyth 38/39, Sundevall 44, J. Müller 47, Cabanis 47, 60, Burmeister 56, Huxley 67, Milne-Edwards 67/72, W. K. Parker 76, Sclater 80, Reichenow 82 u. A.). Nitzsch (29, 40) erkannte zuerst die ausschließliche Zusammengehörigkeit der beiden Familien; ihm folgten namentlich Sundevall (35), Eyton (58/81), Garrod (74), Stejneger (85), Goodchild (86), die auch zugleich ihre nur mäßig nahe Stellung gegenüber den Caprimulgidae und den Passeres betonten. Ich schloß mich 88 auf Grund eingehender Untersuchungen Nitzsch an und trat für Familienrang beider ein. Auch nach 88 fanden die drei erwähnten Richtungen ihre Vertreter: 1) die Sonderung beider Familien durch Seebohm (90), Sharpe (91 A), Hartert (92), Salvin (92) und Shufeldt

(89, 92, 93), welcher Letztere mit unermüdlicher Beharrlichkeit und einem großen Aufwande von Fleiß (Aufstellung von 61 Differentialmerkmalen zwischen Cypselidae und Trochilidae) diese Anschauung zu beweisen suchte; 2) die Verbindung der Cypselidae und Trochilidae miteinander und mit anderen Vogelfamilien, insbesondere den Caprimulgidae, durch Reichenow (90, 97—00), Sharpe (91 B, 00), Gadow (92); 3) die direkte und ausschließliche Vereinigung der Cypselidae und Trochilidae durch Gadow (93) und Evans (99) [bei beiden Autoren in nächster Nähe der Caprimulgidae], Lucas (88—99), Cope (89), Ridgway (92), Haeckel (95), Newton (96), Brandis (96), Beddard (98), Clark (01). Für mich besteht auch jetzt nicht der mindeste Zweifel, daß Cypselidae und Trochilidae eng zusammengehören (G. *Cypseli* s. *Macrochires*) und daß die Beziehungen zu keiner anderen Familie, mag sie Caprimulgidae oder Passeres oder anders heißen, nur annähernd die gleiche Intimität erreichen. Shufeldt's 61 Differentialmerkmale zwischen Cypelidae und Trochilidae kann man leicht noch durch andere vermehren, aber die Qualität derselben ist keineswegs derart, daß sie die von ihm und Anderen behauptete entfernte Stellung beider Familien irgendwie begründen könnte, wie dies auch bereits von Gadow und Lucas mit Recht hervorgehoben wurde. Die Cypselidae bilden die minder zahlreiche, aber weiter gespannte Familie; die beiden von Lucas (89, 95) aufgestellten und von Sharpe (00) acceptierten Abteilungen derselben, Macropteryginae und Micropodinae (mit den SbFf. sens. str. Chaeturinae und Micropodinae) repräsentieren auf Grund ihres anatomischen Baues Subfamilien weiteren Ranges und werden von Lucas (der mit Recht hervorhebt, daß sie voneinander mehr differieren als irgendwelche sog. Familien der Passeres) selbst als Familien beurteilt; Hartert (92), dem Evans (99) folgt, unterscheidet die 3 SbFf. der Macropteryginae, Chaeturinae und Cypselinae. Bemerkenswert ist der von Zehntner (89, 90) gelieferte ontogenetische Nachweis der sekundären Verminderung der Phalangenzahl der 3. und 4. Zehe der Cypselinae (Micropodinae) durch Verschmelzung. Die Trochilidae bilden eine engere Familie, die aber zufolge der einseitigen höheren Entwickelung ihrer Vertreter äußerlich eine große Mannigfaltigkeit sekundärer Divergenzen darbietet, wodurch die Systematik derselben sehr erschwert wird und — trotz zum Teil ausgezeichneter taxonomischer Arbeiten (unter Anderen Gould 61, Mulsant 74/77, Elliot 79, Ridgway 90, Salvin 92, Simon 97, Hartert 00) — noch

Digitized by Google

keine allseitig befriedigende Lösung fand. — Die Verwandtschaften der *Macrochires* mit anderen Vögeln sind ebenfalls in alter und neuer Zeit sehr verschiedenartig beurteilt worden. Die meisten älteren Ornithologen haben nähere, speciell durch die Cypselidae vermittelte Beziehungen zu den Caprimulgidae (mitunter auch Podargidae und Steatornithidae) angenommen (Illiger 11, Blyth 38/39, Sundevall 44, 72, Joh. Müller 47, Cabanis 47, 60, Gervais 50, Fitzinger 56, Lilljeborg 66, Huxley 67, Milne-Edwards 67/72, Sclater 80, Reichenow 82 u. A. m.); außerdem wurden als nähere Verwandte mehr oder minder in den Vordergrund gestellt die Coraciidae (Burmeister 56), Trogonidae (Sundevall 72, Stejneger 85), endlich von vielen Autoren ganz vorwiegend die Passeres (Brisson 1763, Linné 1788/93, Kaup 44, Reichenbach 52, Bonaparte 54, Fitzinger 56, Gray 69/71, Shufeldt 85/86 u. A.), wobei in vielen Fällen die Cypselidae in die Nähe der Hirundininae, die Trochilidae namentlich neben die Nectariniinae und Meliphaginae gebracht wurden. W. P. Parker (76/78) wies auch auf Uebereinstimmungen des Kiefergaumenapparates der Cypselidae mit dem der Thinocorythidae und Hemipodiidae hin, während Garrod (77) sich bestimmt gegen irgend welche bezüglichen Verwandtschaften aussprach. Ich entschied mich 88 für relativ nahe Relationen zu den Pico-Passeres (namentlich den Passeres), sowie den Coliidae und für fernere zu den Trogonidae und den Caprimulgidae, welche letzteren mit den Cypselidae ziemlich viel Merkmale gemeinsam haben, die aber nur zum kleineren Teile als Kennzeichen primitiver Verwandtschaften, zum größeren als sekundär erworbene Konvergenz-Analogien aufzufassen sind. Auch die mancherlei speciellen Aehnlichkeiten im Bau der Cypselidae und der Hirundininae waren für mich nicht der Ausdruck einer specifischen Verwandtschaft beider, sondern vorwiegend der einer erworbenen Isomorphie, die aber doch dem Gedanken Raum gab, daß der hirundine Zweig der Passeres dem viel selbständigeren und viel früher vom gemeinsamen Stocke des Pico-Passeriformes abgezweigten Aste der Cypselidae unter allen anderen Passeres relativ am nächsten benachbart sei. Die Aehnlichkeit der Trochilidae mit den Nectariniinae und den Meliphaginae wurde bei genauerer Untersuchung als eine recht oberflächliche und in keiner Weise für specielle Verwandtschaften verwertbare erkannt. Die systematischen Anschauungen nach 88 zeigen ein nur wenig einheitlicheres Bild als vorher. Die Caprimulgi (Caprimulgidae, Podargidae und Steatornithidae) oder

Digitized by Google

die Caprimulgidae allein werden zumeist in die nächste Nähe der Cypselidae und Trochilidae oder der ersteren allein gebracht [Reichenow 90, 97—00, Seebohm 90, Sharpe 91 A, 91 B, 00, Hartert 92, 97, Salvin 92, Gadow 92 (näher), 93 (ferner), Beddard 98, Evans 99, Dubois 00, Thompson 01 [1]], während andererseits Newton (96) und Clark (01) diese Verwandtschaft abweisen. Ferner werden die Upupidae (Salvin 92), Bucerotidae (Beddard 98), Trogones (Haeckel 95), Colii (Sharpe 91 B, 00, Gadow 92, 93, Evans 99, Buri 00), Galbulidae und Pici (Seebohm und Sharpe 91 A) und Passeres im weiteren oder engeren Sinne resp. diese oder jene Abteilung derselben (Shufeldt 89—93, Zittel 90, Seebohm 90, Sharpe 91 A, Hartert 92, 97, Haeckel 95, Reichenow 97—00, Buri 00, Harting 01) in ihre Nähe gestellt. Zittel und Buri schließen sich vollkommen, Haeckel im wesentlichen mir an. Gadow (der 92 Caprimulgidae, Cypselidae und Trochilidae, 93 nur die beiden letzteren inniger verbindet) legt den Schwerpunkt der genealogischen Relationen der Colii und Macrochires auf die Verwandtschaft mit den Caprimulgi und reiht darum beide seinen Coraciiformes ein, während er die Hervorhebung der passerinen Verwandtschaft und die Einreihung der Macrochires in den SO. Pico-Passeriformes durch mich als einen Mißgriff bezeichnet, ebenso bringen Seebohm und Sharpe die Macrochires oder Cypselidae allein (s. oben) zu ihrem O. Coraciiformes und weisen die Beziehungen zu den Passeres ab. — Wie hoch ich auch Urteile von Sharpe und Gadow stelle, so werde ich doch nicht veranlaßt, meine 88 dargelegten Anschauungen zu ändern. Wie ich schon damals ausgeführt, erkenne ich eine gewisse Verwandtschaft der Cypselidae mit den Caprimulgi an, muß sie aber derjenigen zu den Colii und Passeres, ja selbst Trogones nachstellen, wobei ich natürlich nicht daran denke, die zu den Passeres so eng zu ziehen, daß ich (wie viele Autoren früher und wie Shufeldt noch jetzt) die Cypselidae mit den Hirundininae oder (wie zahlreiche ältere Ornithologen) die Trochilidae mit den Nectariniinae und Meliphaginae in engeren Verband bringe. Ich erkenne aber an, daß in dem oberen Horizonte meines Stammbaumes (88, Taf. XXX) die Caprimulgi etwas zu sehr weitab von

1) d'Arcy-Thompson (01) findet in der Pterylose von Patagona größere Aehnlichkeit mit derjenigen von Caprimulgus als derjenigen von Cypselus. Clark (01) dagegen tritt für fernere Beziehungen zwischen Caprimulgus und Cypselus ein.

Digitized by Google

den Macrochires gestellt sind, und bringe beide jetzt einander näher, indem ich zugleich die dazwischen gestellten Trogonidae etwas mehr seitwärts (auf der Tafel in der Richtung nach unten) rücke, ohne sie aber dabei von den Pico-Passeriformes weiter zu entfernen. — Als fossiler Cypselide ist Tachyornis aus dem französischen Eocän von MILNE-EDWARDS angesprochen worden; ob er hierher gehört, kann ich wegen mangelnder Kenntnis der betreffenden Reste nicht beurteilen. Ausgesprochene Reste von Cypseliden finden sich im ferner im französischen Miocän, sowie in jüngeren Lagen in brasilischen Knochenhöhlen.

An die Gentes Colii und Macrochires hatte ich 1888 die Gens sens. lat. *Pico-Passeres* mit den beiden Gentes sens. str. *Passeres* und *Pici* angeschlossen, zu welcher Verbindung (Pico-Passeres) ich durch große Uebereinstimmungen im anatomischen Bau und durch die Vermengung passeriner und piciner Charaktere bei den Pseudoscines (Atrichiidae und Menuridae) geführt wurde; ohne diese Rücksichtnahme hätte ich den SO. Pico-Passeriformes schlechtweg aus den 4 Gentes des Colii, Macrochires, Passeres und Pici bestehen lassen. Diese systematische Anordnung wurde von den wenigsten Orhithologen angenommen, obgleich ich sie gerade für eine der am besten morphologisch begründeten hielt und noch halte.

Die G. *Passeres* sens. str. mit den Ff. Pseudoscines und Passeridae s. Passeres sens. str. bildet mit wohl 7000 Species die weitaus größere, auf der ganzen Erde verbreitete Hälfte sämtlicher Vogelarten (wovon die Pseudoscines nur 5, die Passeres sens str. alle anderen Species enthalten) und ist wegen dieser großen Anzahl von Gattungen und Arten von der überwiegenden Mehrzahl der Ornithologen als Abteilung höheren Ranges (Subordo, Ordo) angesehen oder selbst in zwei oder mehr Ordnungen verteilt worden. Diese Auffassung entspricht nicht dem anatomischen Bau, denn dieser zeigt — abgesehen von einigen auf den ersten Blick recht mannigfach erscheinenden, bei genauerer Betrachtung sich aber durchweg als sekundäre Differenzierungen ergebenden Merkmalen[1]) — in allen primären Zügen ein durchaus gleichförmiges Gesicht und lehrt, daß sämtliche Passeridae, wie groß auch ihre Zahl sei, doch keinen höheren Rang als den einer Familie beanspruchen können, Passeridae und Pseud-

1) 1888 habe ich eine Anzahl dieser Merkmale zusammengestellt und dabei zugleich nachgewiesen, wie keines derselben genügt, um daraufhin die Aufstellung der Passeres als Abteilung höheren Ranges zu begründen.

Digitized by Google

oscines nur eine Gens bilden. Diese Erkenntnis findet sich bereits in den Schriften von L'Herminier (28), Nitzsch (40), Huxley (67), Milne-Edwards (67/72), Garrod (74—78), Forbes (80—84) mehr oder minder bestimmt angedeutet oder ausgesprochen (Garrod gab ihnen nur Familienrang) und wurde von mir (88) auf Grund der anatomischen Untersuchung zahlreicher Passeres aus den verschiedensten Abteilungen derselben in jeder Hinsicht bestätigt. Auch Gadow (92, 93), Beddard (98) und Evans (99) sprachen sich für die Einförmigkeit der primären Züge aus, ersterer (93) betonte selbst, daß z. B. die Oscines alle zusammen kaum mehr als den Wert einer Familie besäßen; nichtsdestoweniger erwies sich aber die Macht des alten ornithologischen Usus auch bei ihm so groß, daß er trotzdem der umfangreichen Familie aus rein praktischen Gründen einen viel höheren Rang verlieh, als ihr auf wissenschaftlicher Grundlage zukommt.

Bei der Beurteilung der G. *Passeres* (sens. lat.) handelt es sich um die beiden Hauptfragen 1) der Beziehungen zu benachbarten Vogelfamilien, 2) der systematischen Verteilung ihrer Subfamilien.

1) Betreffend die Beziehungen der *Passeres* zu anderen Vogelabteilungen begegnen wir in der überwiegenden Mehrzahl der älteren Systeme einer ungenügenden Absonderung von anderen Vogelabteilungen; ferner und näher stehende Familien wurden mit den Passeres vereint resp. mit diesem oder jenem Repräsentanten ihnen einverleibt, oder umgekehrt brachte man bald diesen oder jenen Vertreter der Passeres in der einen oder anderen Vogelgruppe unter. In dieser Weise wurden einerseits echte Passeres, wie z. B. Menura, die Eurylaeminae, Pipra, Phytotoma, Lanius, Pyrrhula, Euryceros, Hirundo, Promerops, Falculia, Epimachus, Tichodroma etc., von den Passeres abgetrennt und in die Nähe entfernter Vögel (Menura zu den Galli, Opisthocomi, Todidae; die Eurylaeminae neben die Coraciidae, Podargidae, Todidae und Momotidae; Phytotoma und Pyrrhula neben Colius; Lanius neben resp. zu den Accipitres; Euryceros neben Buceros; Hirundo neben Caprimulgus und Cypselus; Certhia neben Trochilus; Promerops, Falculia, Epimachus und Tichodroma neben Upupa und Irrisor etc.) gestellt, andererseits viele in Wirklichkeit nicht zu ihnen gehörende Vögel (z. B. Mesoenas, Glareola, die Coraciidae, Todidae und Momotidae, die Upupidae, Coliidae, Cypselidae, Trochilidae u. a.) ihnen einverleibt (s. Untersuchungen 88). Diese ganz unnatürlichen Stellungen gehören grösstenteils der Geschichte an. Andere Autoren, und zwar solche, welche Wert auf die anatomische Unter-

Digitized by Google

suchung legten, erkannten die einheitliche Anordnung der Passeres, die sie den anderen Vögeln gegenüberstellten. Hier sind namentlich L'Herminier (28), Nitzsch (29, 36, 40), Burmeister (67), Huxley (67), W. K. Parker (74), Garrod (74), Sclater (80), Forbes (84), Newton (84), Stejneger (85) zu nennen; Nitzsch, Huxley und Garrod gebührt das Hauptverdienst der Vereinigung und Reinigung der Abteilung der Passeres. Sowohl ich (88), wie Seebohm (90), Zittel (90), Sharpe (91 A, 91 B, 01), Gadow (92, 93), Haeckel (95), Newton (96), Brandis (96), Beddard (98), Evans (99), vertreten die gleiche Anschauung. Nach der so durchgeführten Separierung der Passeres wurden als verwandte Abteilungen namentlich die Cuculiformes (Haeckel, Brandis), Coraciae (Gadow [Eurylaemi]), Trogones [Garrod[1]), Stejneger (nächst den Macrochires), ich (in vierter Linie)], Halcyoformes (Meropes, Bucerotes, Halcyones, Pici: Haeckel), Colii (ich [in dritter Linie]), Macrochires[2]) (Nitzsch 40 [mit anderen Picariae], Huxley, Sclater, Reichenow 82, Stejneger, ich [in zweiter Linie], Seebohm, Sharpe 91 A, Gadow 93, Beddard, Pici (W. K. Parker, Sclater, ich, Zittel, Sharpe 91 B, 01, Gadow 92, Beddard, Buri 00, Pycraft 01, Shufeldt 01), Bucconidae und Galbulidae (Sharpe 91 B, 01, Gadow 92), Bucconidae (Garrod 74 mit ?) angeführt[3]). Von diesen kommen die Coccyges und Coraciae insoweit in Anmerkung, als sie primitive Typen der Coracornithes repräsentieren und hoch entwickelte Passeres selbstverständlich auch von tiefer stehenden Coracornithes abstammen müssen, die mit den Coccyges und Coraciae eine gewisse Aehnlichkeit resp. Parallelität dargeboten haben mögen; die Eurylaeminae, als die primitivsten Passeres sens. str., stehen damit beiden erwähnten Vogelabteilungen relativ am nächsten, wobei aber keinesfalls speciellere Verwandtschaften mit den Coraciidae (wie dies zahlreiche, namentlich ältere Ornithologen thaten) anzunehmen sind. Die Beziehungen zu den Halcyoformes Haeckel's sind nur so weit nähere, als diese ziemlich heterogene Gruppe auch die Pici enthält. Die Trogones besitzen

1) Garrod vereinigte in dem SO. Passeriformes die Passeres, Bucconidae (?), Trogonidae, Meropidae, Galbulidae, Caprimulgidae, Steatornithidae, Coraciidae — eine ganz unnatürliche, auf der Auslese weniger Merkmale aufgebaute Gruppe.

2) Macrochires bald inkl. Caprimulgidae (Huxley, Sclater, Reichenow), bald ohne dieselben (Nitzsch, Stejneger, Fürbringer).

3) Beddard (98) hob zugleich hervor, daß sie namentlich durch Vermittelung der Eurylaemidae von primitiveren Typen abstammten.

einige unverkennbar gemeinschaftliche Züge mit den Passeres, haben sich aber so früh von dem gemeinsamen Stock abgetrennt und einseitig entwickelt, daß die Verwandtschaft mit ihnen als eine nahe doch nicht bezeichnet werden darf. Colii und Buccones s. Galbulae können als etwas nähere Verwandte aufgefaßt werden, doch sind die Beziehungen keine direkten, sondern werden für die Colii durch die Macrochires, für die Buccones durch die Pici vermittelt. Näher stehen die Macrochires und noch näher — durch Vermittelung der Pseudoscines — die Pici. Ueber die Zusammengehörigkeit der Passeres und Pici besteht für mich jetzt ebensowenig wie 88 ein Zweifel, wie verschieden auch die Fußstellung, die Befiederung der Bürzeldrüse, das quantitative Verhalten der Caeca etc. sich bei beiden Gentes entwickelt hat. Dieser Auffassung sind die weiteren Befunde von Buri (00) und Shufeldt (01) nur günstig; auch diese Autoren stellen auf Grund derselben die Verwandtschaft der Pici und Passeres obenan.

2) Die Frage nach der systematischen Einteilung der *Passeres* sens. lat. ist weit davon entfernt, gelöst zu sein. Die rationelle Scheidung der Passeres beginnt mit den Untersuchungen von Joh. Müller (47) über den Syrinx und seine verschiedenartig entwickelte Muskulatur, sowie Cabanis (48), der die ganze Gruppe einer genaueren Durcharbeitung unterzog, wobei er namentlich, zum Teil im Anschlusse an Blasius und Graf Keyserling (39), auf die Laufbekleidung, sowie die Schwung- und Steuerfedern den Schwerpunkt legte. So entstanden die Hauptabteilungen (Subfamiliengruppen) der Clamatores (Picarii, Tracheophones) und Oscines (Polymyodi), von denen die erstere allerdings noch nicht die genaue Abtrennung von anderen nicht-passerinen Familien gewann, die ihr schon zuvor durch Nitzsch (40) zu teil geworden war. Weitere fördernde Untersuchungen knüpfen sich an Huxley (67) und Garrod (74), sowie an Sclater (80) und Forbes (80, 82), wonach die folgenden Unterfamiliengruppen der *Passeres* sens. lat. resultierten: 1) die australischen Pseudoscines (Atrichiinae, Menurinae) mit 5 Species, 2) die asiatischen Desmodactyli (Eurylaeminae) mit 16 Arten, 3) die überwiegend neotropischen, mit einzelnen Subfamilien aber auch Indo-Australien, Madagaskar und Neuseeland bewohnenden Oligomyodi s. Mesomyodi s. Clamatores (Oligomyodi s. str. [mit den Homoeomeri und Heteromeri] und Tracheophonae) mit ca. 1700 Species, 4) die kosmopolitischen Acromyodi s. Oscines (mit zahlreichen Unterfamilien) mit wohl ca. 5000 Arten, wobei über die Nomenklatur, gegenseitige Stellung und die Abschätzung

Digitized by Google

dieser 4 Gruppen die Anschauungen der Autoren sehr auseinanderweichen. Fernere Mitteilungen über diese Hauptgruppen machten Stejneger (85), Sclater (88), ich (88), Sharpe (88, 91, 01), Reichenow (90), Gadow (92, 93), Newton (96), Beddard (98) und Evans (99, der Gadow folgte), während bezüglich der Durcharbeitung der Subfamilien zahlreiche Autoren, von denen unter den Neueren namentlich Sharpe, Sclater, Gadow, Stejneger, Coues, Baird, Lucas, Shufeldt genannt seien, sich verdient machten. Auf Grund aller dieser Mitteilungen bestehen hinsichtlich der Abgrenzung der oben genannten 4 (resp. 5) Gruppen kaum noch tiefgehendere Kontroversen, wohl aber hinsichtlich der Stellung der beiden ersten Gruppen, der Pseudoscines und Desmodactyli. Die besondere Stellung von Menura gegenüber den anderen Passeres wurde insbesondere von Huxley (67) hervorgehoben; ihm folgten Sclater (80) und Stejneger (85), welche die verwandten Menurinae und Atrichiinae (deren Zusammengehörigkeit Garrod [76] gelehrt und die er als abnormale Oscines neben die normalen Oscines gestellt hatte) zu den Pseudoscines (Menuroideae) vereinigten und diese an den Anfang der gesamten Passeres brachten. Mir ergaben meine Untersuchungen noch größere Abweichungen von den übrigen Passeres und gewisse Anklänge an die Pici, die selbst an eine intermediäre Stellung zwischen Passeres und Pici denken ließen; ich entschied mich für eine Einreihung in die G. Passeres und trennte diese in die Ff. Pseudoscines (Atrichiinae und Menurinae) und Passeres sens. str. s. Passeridae (alle übrigen Passeres). Auch Brandis (96) fand im Kleinhirn von Atrichia größere Aehnlichkeit mit Pici als Passeridae. Die Mehrzahl der anderen Autoren folgte Garrod (76) und gab den Pseudoscines eine Stellung innerhalb der Passeridae, am Anfange der Oscines. Sharpe brachte sie in den Zool. Rec. von 99 an das Ende der Passeres. Eine neue systematische Richtung begann ferner mit Garrod (77) und namentlich Forbes (80, 82), die auf Grund der Sehnenverbindung der beiden Zehenbeuger die Eurylaeminae als primitivere Desmodactyli allen anderen Passeres (inkl. Pseudoscines), welche sie wegen der Sonderung dieser Sehnen als Eleutherodactyli zusammenfaßten, gegenüberstellten. Diese Einteilung fand den Beifall der meisten Ornithologen (Seebohm 90, Sharpe 90, 91, 01, Gadow 92, 93, Beddard 98, Evans 99). Diese erblickten in den Eurylaeminae, denen sie meist den Rang einer Familie oder selbst Ordnung (Sharpe) gaben, die tiefste Abteilung der Passeres. Gadow (93) bildete, zum Teil in Uebereinstimmung mit Newton zwei Reihen:

Digitized by Google

1) die Reihe der Clamatores mit den tieferen Subclamatores (Eurylaemidae) und den höheren Clamatores (die verschiedenen Subfamilien der Oligomyodae und Tracheophonae) und 2) die Reihe der Oscines mit den tieferen Suboscines (Menurinae, Atrichiinae) und den höheren Oscines (alle echten Oscines); SHARPE endlich löste (auf Grund des Verhaltens der Clavicula und der Schwanzfedern) die Pseudoscines auf und unterschied die 3 Oo. 1) Eurylaemiformes, 2) Menuriformes, 3) Passeriformes mit dem SO. Mesomyodi (Div. Tracheophonae und Div. Oligomyodae) und dem SO. Acromyodi (mit der Passeres Abnormales [Atrichornithidae] und P. Normales [alle echten Singvögel]). Ich vermag weder FORBES, noch den letztgenannten Autoren zu folgen und halte an meinen 88 ausgesprochenen Anschauungen fest. Auch für mich sind die desmodactylen [1]) Eurylaemidae graduell die am tiefsten stehenden Passeres, welche aus diesem Grunde den Coraciiformes am meisten zugekehrt sind, sie gehören aber nach dem Quale ihres gesamten Baues zu den Passeres sens. str. s. Passeridae und sind von diesen nicht abzutrennen. Die Pseudoscines (Menurinae und Atrichiinae, welche trotz Clavicula und Schwanzfedern ganz nahe verwandt sind) dagegen stehen in ihrer Organisation gewiß höher als die Desmodactyli, sie zeigen aber auf Grund vieler Merkmale (s. Untersuchungen etc. 88, wozu noch die Darmlagerung [GADOW] und die Kleinhirnbildung [BRANDIS] kommt) ein von der passerinen Struktur wesentlich abweichendes und in mancher Hinsicht nach der picinen Konformation tendierendes Gepräge; sie sind daher von den Passeridae abzusondern. In den beiden anderen Abteilungen resp. Gruppen der Passeridae, den Clamatores s. Oligomyodae s. Mesomyodae (mit den Oligomyodi [nahezu 900 Species, die meist in 8 Subfamilien verteilt werden] und Tracheophonae [über 800 Arten, welche in 2 bis 4 einander nahestehenden Unterfamilien untergebracht werden]) und den Oscines s. Acromyodi (mit zahlreichen sehr verschieden gruppierten Unterfamilien), werden in erster Linie auf Grund der Syrinxmuskulatur die in ihrem Gesange und phonetischen Ausdrucke weniger oder mehr leistungsfähigen Passeres unterschieden; allein es ist bekannt und von verschiedenen Autoren

1) Selbstverständlich repräsentiert die Desmodactylie gegenüber der Eleutherodactylie die tiefer stehende Bildung. Zwischen beiden besteht aber keine specifische, qualitative, sondern nur eine graduelle, quantitative Differenz. Bekanntlich finden sich desmo- und eleutherodactyle Formen auch innerhalb anderer Abteilungen (Ardeidae, Bucerotes).

Digitized by Google

(namentlich von Gadow 93) sehr mit Recht hervorgehoben worden, daß die seit Joh. Müller angenommene Scheidung zwischen oligomyoden und akromyoden Passeres sich nicht scharf durchführen läßt, sondern daß vermittelnde Formen vorkommen, wo die Syrinxmuskulatur allein nicht die Stellung entscheiden würde und wo sich die Grenzen zwischen Clamatores und Oscines verwischen. Auch hier sind die unwesentlichen graduellen und die wesentlichen qualitativen Momente zu unterscheiden. Die Zahl der Syrinxmuskeln kann als Gradmesser der tieferen oder höheren Stellung genommen werden, sie bestimmt aber nicht an sich die speciellen Verwandtschaften. Dies thut nur ihre speciellere Anordnung. Und wenn sich unter den vielen Passeriden diese oder jene Reihen auffinden lassen würden, welche in ungezwungener Weise und in specifischer Differenzierungsrichtung die einzelnen Entwickelungsstadien von dem 1—2-muskeligen Syrinx bis zu dem mit 7 Muskeln versehenen uns vor Augen führten, so würden diese Reihen rückhaltlos durch die tieferstehenden oligomyoden Clamatores und die höheren Oscines hindurchzuführen sein und den Ausschlag für die verwandtschaftlichen Linien geben. Die Kehlkopfmuskulaturen entscheiden aber natürlich nicht allein, sondern neben ihnen kommen alle die bisher benutzten und durch weitere Untersuchungen noch zu vermehrenden inneren und äußeren Merkmale in Frage, die gleichfalls mit Rücksicht auf ihre graduellen und ihre qualitativen (specifischen) Bedeutungen abzuwägen sind. Hinsichtlich der Subfamilienverbände der Clamatores und Oscines kann ich auf Grund eigener Untersuchungen nichts Bemerkenswertes hinzubringen. Unter den Clamatores werden von Sharpe (01) 12 Subfamilien (Familien nach Sharpe) angeführt, von denen er 4 den Tracheophonae, 8 den Oligomyodae zuweist. Andere Autoren unterscheiden mehr oder weniger. Daß die durchweg neotropischen Tracheophonae mit ihrer specifischen Syrinxbildung enger zusammengehören, also eine ziemlich natürliche Unterabteilung bilden, darf auf Grund unserer bisherigen Kenntnis wohl angenommen werden, Weit schwieriger ist die Entscheidung hinsichtlich der viel weniger eng gezogenen Oligomydae, deren Schwerpunkt (die etwa 800 Arten starken 5 Subfamilien der Tyranninae, Oxyrhamphinae, Piprinae, Cotinginae und Phytotominae) auch im neotropischen Gebiete sich befindet und nur einige Ausstrahlungen in das nearktische aufweist, während die Pittinae (63 Arten) die indo-australische Region, die Philepittinae (2 Arten) Madagaskar und die Xenicinae (4 Arten) Neu-Seeland bewohnen. Um deren Kenntnis besitzen

Garrod und Forbes große Verdienste; mir will aber scheinen, als ob hier das Differentialmerkmal der Beinarterien (Homoeomeri und Heteromeri) zu sehr in den Vordergrund gestellt worden wäre. Viel noch dürfte hier zu untersuchen sein. Noch übler steht es mit dem Subfamilienverband der kosmopolitischen Oscines, von denen Sharpe 37 Unterfamilien (Familien nach Sharpe) anführt, während andere Ornithologen eine geringere oder größere, zum Teil auch recht abweichend gruppierte Anzahl aufstellen. Vorwiegend sind es die äußeren Merkmale (Schnabel, Befiederung, Tarsalbekleidung etc.), die hier als Differentialcharaktere dienen. Selbstverständlich muß aber auch die Untersuchung der inneren Teile eine weit ausgedehntere und kritischere werden[1]). Wir wissen noch nicht, ob die Oscines eine natürliche, den Desmodactyli und Clamatores gegenüberstehende und in sich abgeschlossene Gruppe bilden oder ob sie mit einer oder mehreren Wurzeln in diese hinabreichen. Wie aber diese Entwickelungsbahnen gingen, entzieht sich völlig unserer Kenntnis. Gadow weist auf die australischen Formen hin, in denen der Schlüssel liege; es lohnt sich, hier die Hebel anzusetzen und zu prüfen. Wie große und verdienstliche Arbeit auch bereits auf diesem Gebiete gethan worden ist, die weitaus größere steht noch bevor, und diese wird bei der enormen Fülle der zu untersuchenden Passeridae nur dann Resultate bringen, wenn mehrere arbeitsreiche Menschenleben dieser umfangreichen Specialaufgabe gewidmet werden.

Die Oscines werden jetzt nach dem Vorgange von Cabanis (47) gemeinhin an die Spitze der Vögel gestellt. In früherer Zeit gab man den Accipitres (Linné 1788/93, Merrem 13, Vieillot 16, Temminck 20, L'Herminier 27, Cuvier 29, Nitzsch 29, 40, Wagler 30, Gray 44, 69/71, Newton 71 u. A.) oder Psittaci (de Lacépède 01, Illiger 11, Kaup 46, Bonaparte 53, Fitzinger 56, Milne-Edwards 67/72 u. A.) die höchste Stellung[2]), wobei für die ersteren die hohe Flugentwickelung und die beherrschende Stellung als Raubvögel, für die letzteren die mannigfache Gebrauchs-

1) Auch die Zunge ist vielfach als systematisches Differentialmerkmal benutzt worden. Lucas (95—98) hat aber hier und bei anderen Vögeln wohl überzeugend dargethan, daß es sich hierbei in der Hauptsache um secundäre, mit der Lebensweise im Zusammenhang stehende Anpassungen handelt, wobei Konvergenzanalogien leicht Verwandtschaften vortäuschen können.

2) Von vereinzelten Autoren wurden auch die Columbae und Galli an die Spitze gestellt.

ausbildung des Fußes, das phonetische Nachahmungsvermögen und die beträchtlich überschätzte Intelligenz als höhere Eigenschaften ins Feld geführt wurden. Diese Anschauungen sind jetzt — doch nicht ausnahmslos (z. B. HARTING 01) — verlassen; die überwiegende Mehrzahl der Autoren ist, seit sich namentlich auch LILLJEBORG 66, HUXLEY 67, SUNDEVALL 72 u. A. für die hohe Stellung der Passeres, nicht bloß wegen dieser oder jener äußeren Merkmale, sondern namentlich auf Grund der Gehirnbildung[1]) und der sonstigen eine höhere Intelligenz bekundenden Lebensgewohnheiten, für die Oscines entschieden, für diese eingetreten. Dagegen gehen die Ansichten noch auseinander, welche oscine Subfamilie als höchste anzusehen sei. CABANIS (47) stellte die Turdinae, nachdem bereits BLASIUS und Graf KEYSERLING (39) auf die Entwickelungshöhe der Laufbeschienung hingewiesen hatten, auch auf Grund der Entfaltung ihrer Gesangfähigkeit an die Spitze, und ihm folgten SUNDEVALL (72, 74), SCLATER (80), REICHENOW (82, 90) und zahlreiche andere Ornithologen. Andere gaben den Fringillinae (namentlich STEJNEGER 85) den ersten Platz, wobei sich namentlich für STEJNEGER auch die Gleichheit in der Färbung des Erstlings- und des bleibenden Gefieders als bedeutungsvoll erwies. Endlich wurden die Corvinae (cf. SWAINSON 34, MAC GILLIVRAY 39/52, W. K. PARKER 62, 72, NEWTON 84, 95/96, ich 88, SHUFELDT 89, SHARPE 90, 91, GADOW 93, BEDDARD 98, EVANS 99 u. A.) auf Grund äußerer Kennzeichen und vornehmlich der überwiegenden Merkmale ihrer höheren Intelligenz an die Spitze der Vögel gebracht; diesen Standpunkt vertrete ich auch noch jetzt.

Reste fossiler Passeres wurden schon aus dem unteren Eocän der Schweiz (Protornis H. v. MEYER = Osteornis GERVAIS) beschrieben und den Alaudinae verglichen; ebenso kennt man solche aus dem oberen Eocän von Frankreich (Palaegithalus, Laurillardia) und Nordamerika (Palaeospiza), für welche Clamatores (Pitta) und die verschiedensten Oscines (Sylvia, Promerops, Hartlaubius u. a.) als Verwandte angegeben werden. Ich halte diese Vergleichungen für ziemlich willkürliche und erachte es für unmöglich,

1) Die Gehirngröße ist mit Vorsicht zu gebrauchen und niemals ohne Berücksichtigung der Körpergröße, da bekanntlich kleine Vögel erheblich höhere relative Gehirngewichte (Gehirngewicht im Verhältnis zum Körpergewicht) aufweisen als größere von der gleichen Intelligenz.

diesen Resten bestimmte Plätze im passerinen System anzuweisen, da hier weit mehr als das Skelet die Weichteile bestimmend sind. Die Reste aus dem mittleren und oberen Tertiär und dem Quartär gleichen mehr lebenden Formen und sind leichter einzureihen.

Das Endresultat dieser Ausführungen ergiebt wie 88 die Einteilung der G. sens. str. *Passeres* sens. lat. in die beiden Ff. sens. lat. Pseudoscines und Passeridae s. Passeres sens. str. Erstere enthalten die Ff. sens. str. resp. SbFf. Atrichiidae (-nae) und Menuridae (-nae). Letztere bestehen aus höchst zahlreichen Ff. sens. str. resp. SbFf., von denen die Desmodactyli s. Eurylaemidae (-nae) die tiefste Abteilung, die Gruppe der Oligomyodae s. Clamatores ein Gemisch nächsthöherer und die Gruppe der Acromyodae s. Oscines eine Versammlung noch höher stehender Passeres bilden. Dies alles nach unserer jetzigen mangelhaften Kenntnis, also nur vorläufig; die eigentliche Arbeit zur Aufstellung eines natürlichen genealogischen Systems ist noch zu thun.

Den Passeres, insbesondere den Pseudoscines benachbart ist die G. sens. str. *Pici*, welche ich 88 (nach dem Vorgange von Garrod u. A.) in die Ff. Rhamphastidae, Capitonidae, Indicatoridae und Picidae einteilte und denen ich (als intermediäre Gens zwischen ihnen und den Coccyges) die G. *Galbulae* (mit den Ff. Bucconidae und Galbulidae) anreihte.

Die G. *Pici* hat in ihrer Zusammensetzung und in ihren Relationen zu benachbarten Vogelfamilien höchst differente Beurteilungen erfahren. Die kleine Familie der Indicatoridae (16 afrikanische, 2 asiatische Arten) wurde von der Mehrzahl der älteren Autoren (s. Untersuchungen 88) den Cuculidae eingereiht oder neben sie gestellt; Swainson (36/37) brachte sie außerdem neben Leptosoma, Nitzsch (40) zwischen Leptosoma und Trogon. Richtigere Anschauungen wurden von Jerdon (62) und Sclater (70) angebahnt, die auf nahe Beziehungen zu den Capitonidae hinwiesen, und diese Verbindung resp. Substituierung unter die Pici sens. lat. fand namentlich bei Marshall (71), Sundevall (72), Stejneger (85) und vor Allen bei Garrod (78) Unterstützung und hinreichende Begründung. Reichenow (82) reihte Jynx den Indicatoridae ein und brachte diese wenig glücklich zwischen Cuculidae und Bucconidae. Ich wies 88 den Indicatoridae innerhalb der Pici eine Mittelstellung zwischen Capitonidae und Picidae, und zwar in größerer Nähe zu ersteren, an. Von den späteren Autoren hielt Reichenow zunächst (90, 97—00) seine Anschauungen fest, wies aber 02 Iynx richtiger den Picidae zu; die

überwiegende Mehrzahl der Ornithologen (Seebohm 90, Hargitt 90, Sharpe 91 A, Gadow 92, 93, Brandis 96, Beddard 98, Forbes and Robinson 98, Evans 99) fanden in den Capitonidae, Rhamphastidae und Picidae die näheren Verwandten der Indicatoridae wieder, wobei namentlich Gadow und Evans die intime Verbindung mit den Capitonidae, Hargitt die nähere Stellung zu den Picidae vertraten. Sharpe (91 B, 00), dem Dubois (99) folgte, vollzog eine Absonderung von den Picidae (die er mit den Bucconidae und Galbulidae vereinigte) und verband Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae zum O. Scansores. — Die vorwiegend Afrika und Asien sowie mit der Minderzahl das neotropische Gebiet bewohnenden Capitonidae (fast 150 Arten) wurden auf Grund ihres Habitus von zahlreichen älteren Ornithologen (s. Untersuchungen 88) mit den Bucconidae verbunden und hierbei in die Nähe der Psittaci, Coccyges, Leptosomatidae, Coraciidae, Todidae, Alcedinidae, Trogonidae, Eurylaemidae, aber auch neben die Picidae (Blyth 38/39, Cabanis 47, Bonaparte 50, Reichenbach 52, Milne-Edwards 67/72, Gray 69/71) und Rhamphastidae (Illiger 11, Sundevall 35, Cabanis 47, 62, Lilljeborg 66, Huxley 67, Milne-Edwards 67/72 u. A.) gestellt. Ihre Abtrennung von den Bucconidae vollzogen Blyth (42) und Cabanis (47, 62), denen unter mehr oder minder eingehender Begründung Sclater (61, 80), Jerdon (62), Sundevall (72), Wallace (76), Garrod (78), Forbes (84) u. A. folgten. Seitdem galten bei der Mehrzahl der Autoren die Rhamphastidae, Picidae und namentlich die Indicatoridae als die näheren, die Bucconidae als die ferneren Verwandten der Capitonidae. Diese Anschauung wurde auch von Stejneger (85) und mir (88) vertreten. W. K. Parker (89) hob die Desmognathie der Capitonidae und Rhamphastidae gegenüber der Saurognathie der Picidae hervor, Pycraft (01) fand in ihrem Kiefergaumenapparat (wie in dem der Bucconidae) eine extrem modifizierte Neognathie. Alle Autoren (inkl. Reichenow) nach 88 sind für nahe Relationen der Capitonidae zu den Indicatoridae, Rhamphastidae und Picidae eingetreten, wobei die relative Intensität eine wechselnde Beurteilung fand (s. oben), überwiegend aber zu Gunsten nächster Beziehungen zu den Indicatoridae, danach den Rhamphastidae und erst in letzter Linie den Picidae entschieden wurde; Sharpe (91 B, 00) entfernte die letzteren sogar ziemlich weit von den Capitonidae (s. oben). Schätzenswerte Beiträge zur Pterylose gab Beddard (95). — Die aus ca. 60 Species bestehenden neotropischen Rhamphastidae

sind von älteren Ornithologen (s. Untersuchungen 88) in die Nahe der Psittaci, Coccyges, Leptosomatidae, Momotidae, Bucerotidae und Trogonidae, aber auch neben die Capitonidae (Illiger 11, Nitzsch 40, Blyth 42, Sundevall 44, Cabanis 47, 62, des Murs 60) und Picidae (L'Herminier 27, Nitzsch 40, Kaup 44) gestellt worden. Diese letzterwähnten wichtigen Anschauungen, hinsichtlich welcher namentlich die Verdienste von Nitzsch, Blyth und Cabanis hervorzuheben sind, fanden bei Sclater (61), Wallace (76) und namentlich Garrod (78, der die Sbff. Indicatorinae, Capitoninae und Rhamphastinae zur F. Capitonidae verband und diese neben die F. Picidae stellte) weitere Begründung und wurden von Stejneger (85) und mir (88, auf Grund weiterer Untersuchungen) bestätigt. Ich betrachtete die Rhamphastidae als höhere Specialisten, die von primitivsten neotropischen Capitonidae Ausgang genommen haben dürften. Auch die Autoren nach 88 traten für die nahen Beziehungen zu den Capitonidae und Indicatoridae, danach den Picidae ein, wobei, wie schon erwähnt, Sharpe (91 B, 00) die Relationen zu den letzteren etwas weiter zog. — Die große, aus etwa 450 Arten bestehende und nahezu kosmopolitische (jedoch Australien nicht bewohnende) Familie der Picidae wurde von zahlreichen Ornithologen auf Grund ihrer besonderen, auffallenden äußeren Merkmale, denen einige Ornithotomen noch specifische innere hinzufügten, für sich gestellt (L'Herminier 27, Cuvier 29, Fitzinger 56/65, Eyton 58/81, des Murs 60, Huxley 67, Carus 68, W. K. Parker 74, Newton 84 u. A.). Auch Verwandtschaften mit den Psittaci, Coccyges, Bucconidae, Galbulidae, Upupidae, Macrochires, einzelnen Passeres (Pitta, Certhia) (s. Untersuchungen 88), sowie den Indicatoridae (Wallace 76, Reichenow 82 [Jynx]), Capitonidae (Blyth 38/39, Bonaparte 50, Reichenbach 52, Gervais 56, Reichenow 82 [Picidae exkl. Jynx]) und Rhamphastidae (Nitzsch 40, Kaup 44, Cabanis 47, 62, Burmeister 56, Gervais 56, Milne-Edwards 67/71, W. K. Parker 74) wurden angegeben. Das Hauptverdienst der Begründung der letztgenannten Verwandtschaften mit den Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae, nachdem bereits L'Herminier 27, Nitzsch 40, Kessler 44 u. A. für diese oder jene nähere Beziehung eingetreten waren, gebührt vor Allen Garrod (78), dem Forbes (84), Stejneger (85) und ich (88, auf Grund genauerer Untersuchungen) folgten. Garrod stellte, wie schon erwähnt, die Picidae den 3 anderen (die er zu den desmognathen Capitonidae verband) gegenüber;

auch ich fand, daß sie von diesen weiter abstanden, als dieselben unter sich. Reichenow verband den piciden Jynx zuerst irrtümlich mit Indicator, dann richtiger mit den Picidae; auch Hargitt (90) stellte die Picidae und Indicatoridae den Capitonidae und Rhamphastidae gegenüber. Ich erblickte in den Picidae die höchsten Vertreter der Gens Pici, womit die Befunde von Brandis (96) am Kleinhirn harmonieren. Von den anderen Autoren nach 88 wurde das Wesentliche der von Garrod (78) gewonnenen systematischen Anschauungen übernommen. W. K. Parker (89) stellte die Saurognathie der Picidae der Desmognathie der Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae wohl etwas zu sehr gegenüber; ich erblicke in derselben keinen primitiven Charakter, sondern eine sekundäre Differenzierung. Ebenso gab, wie schon erwähnt, Sharpe (91 B, 00) den Picidae, die er mit den Bucconidae und Galbulidae zu dem O. Piciformes verband, eine zu große Annäherung an diese beiden Familien und eine zu große Entfernung von ihren natürlichen Verwandten, den Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae, die er zum O. Scansores vereinigte. Die Einteilung der Picidae in Subfamilien wurde verschieden vollzogen. Ich unterschied die beiden SbFf. Jynginae und Picinae sens. lat., wobei ich die ersteren als die tieferstehenden betrachtete, während Marshall (89) ihnen gerade den höchsten und specialisiertesten Platz unter den Picidae anwies; andere Autoren, wie z. B. Hargitt (90) und Sharpe (91 B, 00), unterschieden 3 Subfamilien der Picidae (Jynginae, Picumninae und Picinae). Auch Hartert (93) betonte die Stellung von Iynx innerhalb der Picidae. Lucas (95, 96) lieferte bedeutsame Arbeiten über die Zunge der Picidae und that in denselben zugleich dar, daß dieses Merkmal hier wie auch bei anderen Vögeln (Passeres) zumeist der Ausdruck von Konvergenz-Analogien, aber nicht von verwandtschaftlichen Relationen sei. — Ich unterscheide jetzt wie 88 die 4 Ff. Indicatoridae, Capitonidae, Rhamphastidae und Picidae. Die Indicatoridae und Capitonidae repräsentieren die primitivsten Formen, die Rhamphastidae einen specialisierten Ausläufer ursprünglicher (ausgestorbener) Capitonidae, während die Picidae durch mancherlei Besonderheiten und eine im ganzen höhere Position sich den 3 erstgenannten Familien (von denen die Indicatoridae ihnen noch am nächsten stehen) gegenüberstellen. Ob die Indicatoridae und Capitonidae (Gadow, Beddard) oder die Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae (Garrod, Forbes) als bloße Subfamilien einer Familie (Capitonidae) zu vereinigen seien oder den Rang von

Digitized by Google

Familien engeren Ranges (ich) beanspruchen dürfen, bedeutet keine große Differenz; SHARPE hat ihnen, indem er sie zu 3 Subordines seines O. Scansores erhob, wohl einen zu hohen Rang erteilt.

Die von den Autoren hervorgehobenen Beziehungen der Pici zu benachbarten Familien wurden bereits oben bei den einzelnen Familien derselben aufgeführt. Die Psittaci und Coccyges boten sich namentlich den älteren Ornithologen auf Grund ihrer Kletterfüße als Verwandte dar; auch spielte hierbei die früher Indicator zuerteilte Stellung neben oder innerhalb der Cuculidae eine Rolle. Auf Grund des gesamten Baues sind indessen die Relationen zu den Psittaci recht ferne, die zu den Coccyges auch nicht nahe[1]), obschon diese tiefstehende Abteilung der Coracornithes manche primitive Züge darbietet, welche den Pici gewisse Anknüpfungen gewähren. Viel näher stehen den Pici die Galbulae s. Buccones (s. unten). Die Coraciae sind gleichfalls primitive Vertreter der Coracornithes, wenn auch in anderer Richtung als die Coccyges, und zeigen demzufolge nur Relationen allgemeiner Art zu den Pici; die von früheren Autoren behauptete specielle Verwandtschaft von Indicator und Leptosoma beruht auf Ueberschätzung einzelner äußerer Merkmale. Todi s. Momoti, Upupae s. Bucerotes, Halcyones s. Alcedines stehen den Pici etwas näher als die Coraciae und zeigen, wie schon GARROD (74—78; und FORBES (84, der aber die Todidae ausnimmt), betonen, eine überraschende Uebereinstimmung in der Kombination gewisser Merkmale; beide Autoren haben dieselben denn auch mit ihnen zu den Piciformes verbunden, und auch neuere Ornithologen stellen die Pici neben die Upupae (Upupidae nach Absonderung der Bucerotidae, SEEBOHM 70, SHARPE 91 A), Alcedines (BEDDARD 98) und Alcedines und Momoti (GADOW 93, EVANS 99). Ich verkenne die Bedeutung dieser Beziehungen nicht, kann sie aber nur als Verwandtschaften mittleren Grades bezeichnen, welche nicht viel näher sind als die zu den Coccyges. Die von Einzelnen hervorgehobenen Relationen zu den Trogones[2]) und Colii sind auch nur

1) Auch die Zygodaktylie der Coccyges und der Pici hat differente anatomische Grundlagen (Sehnenverhalten der Zehenbeuger), wie GARROD nachwies.

2) Der heterodaktyle Fuß der Trogones weicht von dem zygodaktylen der Pici weiter ab als der anisodaktyle der meisten Coracornithes, würde somit, wenn die Fußbildung überhaupt ausschlaggebend wäre, eine große Entfernung zwischen Trogones und Pici begründen, die aber in Wirklichkeit nicht besteht.

Digitized by Google

allgemeinerer Natur, insofern die ersteren dem SO. Pico-Passeriformes nahestehen, die letzteren im weiteren Sinne zu ihm gehören; etwas näher der Wurzel der Pici, aber in sehr divergenter Richtung entwickelt, befinden sich die Macrochires. Die nächsten verwandtschaftlichen Relationen bestehen auf Grund meiner Untersuchungen von 88 zwischen Passeres und Pici (s. oben p. 707)[1]). Unter allen Vögeln fand ich keine anderen Abteilungen, die in der Summe ihrer Merkmale in den verschiedensten Organsystemen, neben gewiß auffallenden Differenzen, eine so überraschende Fülle von Uebereinstimmungen darboten. Die genauere Durcharbeitung dieser trennenden uud verbindenden Charaktere ergab zugleich, daß die ersteren, wie sehr sie sich auch bei der ersten Betrachtung aufdrängten, von untergeordneterer, zum Teil bloß sekundärer und gradueller Bedeutung waren, während die Aehnlichkeiten und Uebereinstimmungen auf demselben specifischen Quale beruhten und daher als ausschlaggebende aufgefaßt werden mußten. Atrichia (und wohl auch die mir nur durch Anderer Untersuchungen bekannte Menura) speciell, in vielen Zügen und namentlich auch in ihrer Fußstellung und Eleutherodaktylie ein Vertreter der Passeres, zeigte eine so große Anzahl piciner Züge, daß sie sich in vielfacher Hinsicht fast intermediär zwischen Passeres und Pici stellte. Dementsprechend begründete ich die Gens sens. lat. *Pico-Passeres* (s. oben p. 707), die, wie schon erwähnt, verschiedenartig beurteilt wurde. Die specielleren Ornithologen haben wenig Notiz von ihr genommen. Doch bildeten auch Seebohm (90) und Sharpe (91 A) einen O. Pico-Passeres, welchem sie die Passeres, Eurylaemi, Trochili, Scansores (Galbulae und Pici), zugleich aber auch die Upupae einverleibten, während Sharpe (91 B, 00) seinen O. Piciformes neben die Eurylaemi, Menurae und Passeriformes stellte und auch Beddard (98) seine Pici zwischen die Alcedines und Passeres brachte. Zittel (90), Haeckel (95) und Buri (00) folgten in der Hauptsache mir. Gadow stimmte 92 gleichfalls der Vereinigung der Pici (inkl. Galbulae) und Passeres bei, um sich 93 dagegen auszusprechen und die Pici seinen Coraciiformes in der Nähe der Momoti und Alcedines einzuverleiben.

---

1) Auch schon früher hatten einzelne Autoren diesen oder jenen Vertreter der Pici auf Grund gewisser Aehnlichkeiten neben diesen oder jenen Repräsentanten der Passeres (z. B. Eurylaemus, Pitta, Certhia, s. oben p. 718) gestellt. Mit diesen systematischen Anschauungen haben die meinigen nichts gemein.

Digitized by Google

Die Passeres, führte er aus, seien ganz von den Pici abzutrennen; beider Aehnlichkeiten wären nur Konvergenz-Analogien. Ihm folgte Evans (99). Newton (96) enthielt sich angesichts der zwischen Gadow und mir bestehenden Differenz einer Entscheidung. Ich kann Gadow's Einwänden gegenüber die von mir 88 vertretenen Anschauungen nur in verstärktem Maße festhalten. Es ist mir nicht recht verständlich, auf welche Weise z. B. zwischen Atrichia und den Pici, bei den sehr abweichenden Lebensgewohnheiten beider, eine so ausgebreitete Konvergenz-Analogie der Charaktere sich entwickelt haben könnte; hier kann nur an eine ursprüngliche und durchgreifende Homologie gedacht werden, die sich trotz verschiedener Lebensverhältnisse (die auch mancherlei sekundäre Abweichungen erzeugten) erhalten hat. Bereits Parker (74) wies auf bedeutsame Uebereinstimmungen im Schädelbau der Pici und Passeres hin [1]), Shufeldt (91, 01) und Pycraft (01) bestätigten diese Beobachtungen durchaus [2]). Auch Brandis (96) fand Aehnlichkeiten im Kleinhirn der Atrichiidae und Pici und Buri (00) im Flügelbau der Pici intimste Beziehungen zu den Passeres. Ich stelle also auch jetzt die Verwandtschaft der Passeres zu den Pici in den Vordergrund; danach kommen die Buccones s. Galbulae als ihre näheren Verwandten in Frage. — Die paläontologische Kenntnis der Pici wirft kein Licht auf diese Fragen. Von Uintornis aus dem unteren Eocän Nordamerikas, den Marsh den Picidae zurechnet, ist zu wenig bekannt; das französische Miocän (Homolopus, Picus) weist schon determinierte Formen auf.

Die neotropischen Ff. Bucconidae (mit 45 Arten) und Galbulidae (mit 22 Species) habe ich 88 im Anschluß an verschiedene frühere Untersucher und zum Teil auf deren Autorität (nur Galbula konnte ich selbst untersuchen) zur Gens *Galbulae* vereinigt und diese zwischen Coccyges und Pici gestellt. Die Anschauungen über die Zusammengehörigkeit dieser beiden Familien sind keine einheitlichen. Die Mehrzahl der älteren Ornithologen brachte beide zumeist auf Grund äußerer Merkmale [3]) zusammen [4]),

1) Er bemerkte daraufhin: „The Pici have a Passerine foundation".

2) Shufeldt (01) ging selbst so weit, den Schädel von Picumnus als Uebergangsform zwischen Picidae und Passeres zu bezeichnen.

3) Nur Burmeister (56) untersuchte die Bucconidae anatomisch.

4) Für die speciellere Zusammengehörigkeit der Bucconidae und Galbulidae traten namentlich Burmeister (56), Wallace (76), Sclater (80, 82) und Forbes (82) ein.

Digitized by Google

wobei meist auch die Capitonidae mit den Bucconidae zusammengeworfen wurden (siehe oben p. 717). Viele Andere (z. B. Linné 1788/93, Illiger 11, Temminck 20, L'Herminier 27, Nitzsch 40, Kaupp 44, Gray 47, Cabanis 47, Reichenbach 52, Fitzinger 56/65, Lilljeborg 66, Reichenow 82) wiesen dagegen den Bucconidae und Galbulidae gesonderte Plätze an. Garrod (74) reihte beide seinen Passeriformes ein, stellte aber die Trogonidae und Meropidae zwischen sie. Von den Autoren nach 88 traten gleichfalls die Meisten (Seebohm 90, Hargitt 90, Shelley 91, Sharpe 91 A, B, 00, Gadow 92, 93, Brandis 96, Forbes and Robinson 98, Dubois 99, Evans 99) für intimere Beziehungen der Bucconidae und Galbulidae ein, während Reichenow (90, 98—00) hingegen zwischen beide die Trogonidae stellte und Beddard (98) die Bucconidae seinen Pici, die Galbulidae seinen Coraciae einverleibte. Ich kenne die Gründe nicht, welche Beddard veranlaßten, eine so weitgehende Trennung der Bucconidae und Galbulidae zu statuieren; Reichenow kann ich hinsichtlich der Zwischenstellung der Trogonidae nicht folgen. Bis auf weiteres — der Mangel einer eigenen Untersuchung eines Bucconiden legt mir Reserve auf — bin ich nach wie vor geneigt, beide als nahe Verwandte aufzufassen. — Von anderen Abteilungen wurden von den Autoren vor 88 abwechselnd die Coccyges, Coraciae, Caprimulgidae, Todi, Meropes, Alcedines, Trogones, Passeres und Pici neben die Bucconidae und (oder) Galbulidae gestellt (s. Untersuchungen 88). Die Beziehungen zu den Coccyges, Meropes, Trogones und Pici traten hierbei in den Vordergrund. Auch nach 88 wurden von Reichenow (90) die Bucconidae zwischen die Cuculidae und Trogonidae, die Galbulidae zwischen die Trogonidae und Picidae, von Beddard (98) die Bucconidae zwischen die Picidae und Rhamphastidae, die Galbulidae neben die Todidae und Momotidae gebracht, während Seebohm (90), Hargitt (90), Shelley (91), Sharpe (91 A), Gadow (92, 93), Forbes and Robinson (98), Evans (99) Bucconidae und Galbulidae neben die Pici (Indicatoridae [-nae], Capitonidae [-nae], Rhamphastidae, Picidae) stellten und mit ihnen verbanden. Sharpe (91 B, 00) vollzog dagegen diesen Verband nur mit den Picidae (zum O. Piciformes), während er die Indicatoridae, Capitonidae und Rhamphastidae zum O. Scansores vereinigte. — Ich bin jetzt geneigt, die Galbulae den Pici etwas näher zu bringen, als ich dies 88 that, und zu ihnen in ähnlichen Verband zu stellen, wie z. B. Stejneger, Hargitt, Shelley und Gadow, wobei ich

Digitized by Google

aber die Relationen der Pici zu den Passeres als intimere auffasse. Ich stelle sie also als besondere Gens *Galbulae* neben die G. *Pico-Passeres* und in den Verband des SO. **Pico-Passeriformes,** wobei sie diejenigen Repräsentanten dieses Subordo bilden, welche dem SO. Coccygiformes am meisten zugekehrt sind.

Auf Grund aller dieser Darlegungen lasse ich sonach, in der Hauptsache nur unter geringer Modifikation der Einteilung von 88, den O. Coracornithes aus folgenden Abteilungen bestehen:

O. Coracornithes (Dendrornithes)	SO. **Coccygiformes**	G. s. lat. *Coccyges*		F. Musophagidae F. Cuculidae
	SO. **Pico-Passeriformes**	G. s. lat. *Galbulae*		F. Bucconidae F. Galbulidae
		G. s. lat. *Pico-Passeres*	G. s. str. *Pici*	F. Rhamphastidae F. Capitonidae F. Indicatoridae F. Picidae
			G. s. str. *Passeres*	F. Pseudoscines F. Passeres s. str. s. Passeridae
		G. s. lat. *Macrochires*		F. Cypselidae F. Trochilidae
		G. s. lat. *Colii*		F. Coliidae
		Im. G. s. lat. *Trogones*[1])		F. Trogonidae
	SO. **Coraciiformes**	G. s. lat. *Halcyones*	G. s. str. *Alcedines*	F. Alcedinidae
			G. s. str. *Bucerotes*	F. Upupidae F. Bucerotidae
		G. s. lat. *Meropes*		F. Meropidae
		G. s. lat. *Todi*		F. Todidae F. Momotidae
		G. s. lat. *Coraciae*		F. Coraciidae F. Leptosomatidae
		G. s. lat. *Caprimulgi*		F. Caprimulgidae F. Podargidae F. Steatornithidae
		G. s. lat. *Striges* (Nyctharpages)		F. Strigidae

Neben dem SO. Coccygiformes steht der SO. **Psittaciformes** (s. p. 684), der von manchen Autoren auch dem O. Coracornithes, in mehr oder minder großer Nähe zu den Coccygiformes, ein-

1) Die Trogones stehen den Pico-Passeriformes etwas näher als den Coraciiformes.

Digitized by Google

verleibt wurde, während Andere ihn davon abtrennten und den Galliformes näher brachten, auch auf Beziehungen zu den Columbiformes hinwiesen. Ich gab ihm als intermediärem SO. Psittaciformes eine relativ selbständige Stellung zwischen Galliformes, Columbiformes und Coccygiformes, und zwar in etwas größerer Nähe zu den letzteren.

Den SO. **Columbiformes** (s. p. 681) andererseits brachte ich als intermediäre Unterordnung zwischen die Charadriiformes, Galliformes und Psittaciformes, und zwar in relativ größerer Annäherung zu den Charadriiformes.

Somit ergab sich ein, wenn auch loser, doch unverkennbarer Verband zwischen den SOo. Charadriiformes, Columbiformes, Galliformes, Psittaciformes und Coccygiformes, oder, da die Charadriiformes dem O. Kolobathrornithes (p. 669), die Galliformes dem O. Alectorornithes (p. 677) und die Coccygiformes dem O. Coracornithes (p. 724) angehören, ein durch die intermediären SOo. Columbiformes und Psittaciformes vermittelter Zusammenhang zwischen diesen 3 Ordines. Dieser gesamte Verband entspricht annähernd [1]) der 2. Brigade von Gadow's Neornithes Carinatae (93), und ich begrüße es mit Freude, daß wir beide auf verschiedenen Wegen zu demselben Ziele gelangten. Er bildet im wesentlichen diejenige Vogelabteilung, welche, von primitiven Anfängen ausgehend, erst in jüngerer tertiärer bis recenter Zeit zu ihrer mannigfachen Ausbildung gelangte und zugleich, von einigen ausgestorbenen Formen abgesehen, in der Jetztzeit noch eine höhere und blühende Lebensfähigkeit bekundet [2]). Dementsprechend kann diese Gruppe als die neopterygiale [3]) bezeichnet werden. Vielleicht gehören ihr auch die Aepyornithiformes und eventuell die Casuariiformes noch an [2]).

Der neopterygialen Gruppe steht die paläopterygiale [3])

---

1) Gadow's 2. Brigade enthält nur die carinaten Vertreter dieser Gruppe. Die Apteryges, Dinornithes, Aepyornithes und Casuarii sowie die Phororhacidae (Stereornithes) entfernte er aus ihr.

2) Die primitivsten Vertreter der neopterygialen Gruppe repräsentieren die Crypturiformes, Apterygiformes, Aepyornithiformes und Casuariiformes. Sie sind ganz am Anfange des neopterygialen Hauptastes als niedrig bleibende Seitenzweige abgegangen, während alle anderen Vertreter sich höher und reicher differenzierten.

3) Ich wähle die Termini Paläopteryges und Neopteryges, um damit lediglich früher oder später zu höherer Blüte gekommene

Digitized by Google

Versammlung gegenüber. Dieselbe umfaßt die Oo. Struthiornithes (p. 621 f.), Rheornithes (p. 622 f.) und Pelargornithes (p. 649) und entspricht bezüglich ihrer carinaten Vertreter der 1. Brigade von Gadow's Neornithes Carinatae [1]). In ihr fasse ich jene älteren Vögel zusammen, welche schon in älteren geologischen Perioden, späteres Sekundär und früheres Tertiär, zu guter Entfaltung gelangt sein mögen, jetzt aber, von einigen noch in der Blüte befindlichen Abteilungen abgesehen, die Glanzzeit ihrer Entwickelung hinter sich haben.

Die schon mit der Sekundärzeit ausgestorbenen **Ichthyornithiformes** (p. 627 f., 650 f.) bin ich geneigt, an die Wurzel der Paläopteryges und Neopteryges zu stellen, vielleicht intermediär zwischen beide, aber den ersteren etwas mehr genähert. Doch bedarf es noch einer genaueren und ausreichenderen Kenntnis der bisher noch unvollkommenen Reste dieser Tiere, bevor diese Frage sicher entschieden werden kann.

III. Ueber die Stellung der Vögel zu den anderen Wirbeltieren.

Ueber diese Frage kann ich mich kurz fassen, da ich sie bereits in den Untersuchungen 1888 (p. 1592—1630) ausführlicher behandelt und auch 1900 (Vergl. Anatomie des Brustschulterapparates etc., IV, p. 655—660, 666—668, 680) wiederholt berührt habe.

Daß die Vögel unter allen Wirbeltieren den Reptilien am nächsten stehen, aber weder zu Amphibien noch Säugetieren direktere Beziehungen darbieten, ist bereits seit Meckel und Owen bekannt

---

Gruppen zu bezeichnen, ohne aber damit Specielleres über den Grad ihrer Entwickelung oder ihre gegenseitigen Verwandtschaften aussagen zu wollen. Die höchsten Neopteryges (oscine Passeres) stehen höher als die höchsten Paläopteryges (Accipitres); doch enthalten beide Verbände sehr verschiedenartig entfaltete, tiefere und höhere Formen.

1) Gadow's 1. Brigade enthält ebenfalls nur die carinaten Vertreter meiner Paläopteryges. Den Struthiones, Rheae, Gastornithidae, Hesperornithes, Enaliornithes gab er eine Stellung abseits von ihr. Dagegen verband er mit ihr die Ichthyornithiformes, die ich ihnen sehr nahe bringe, aber doch intermediär zwischen ihre Wurzel und die der Neopteryges stelle.

Digitized by Google

und seit langer Zeit definitiv entschieden [1]). Huxley hat sie mit den Reptilien zu den Sauropsiden verbunden, und diese systematische Anschauung ist durch seine eigenen Untersuchungen wie diejenigen von Gegenbaur, Cope und zahlreichen anderen Forschern durchaus bestätigt worden.

Dagegen steht bis auf den heutigen Tag in Diskussion, welche Reptilienordnungen die nächsten Verwandten der Vögel bilden. Und damit gehen die anderen Fragen Hand in Hand: Bilden diese oder jene Reptilien die Vorfahren der Vögel, oder haben sich dieselben mit den Vögeln aus gemeinschaftlichen Stammeltern entwickelt?

Von den hierbei in Frage kommenden Reptilien sind namentlich die Dinosaurier, Patagiosaurier, Crocodilier, Rhynchocephalier und Lacertilier, aber auch die Theromorphen, Chelonier, Plesiosaurier und Ichthyosaurier zu den Vögeln in mehr oder minder nahe Relationen gebracht worden.

Dabei hat man die Vögel bald als eine einheitlich entstandene, bald als eine mit zwei gesonderten Stämmen (Ratiten, Carinaten) aus der Wurzel der Reptilien entsprossene Abteilung betrachtet.

Die letztere Anschauung, die einen diphyletischen Ursprung der Vögel behauptete, gehört jetzt der Geschichte an, fand aber seiner Zeit mehrere Vertreter. Die Ratiten brachte man hierbei zu den Dinosauriern in intimeren Verband oder leitete sie von diesen ab (Cope 67, 84, 85, Mivart 71, 81, Wiedersheim 78—86) [2]), die Carinaten dagegen zu den Pterosauriern (Cope, Mivart, Wiedersheim 83, 86) oder zu lacertilierartigen Formen (Wiedersheim 78, 84, 85, Vogt 79). Menzbier (87) vertrat einen gesonderten Ursprung in gemäßigterer Form, indem er die Vögel mit 2 oder 3 getrennten Stämmen (auch den Impennes gab er eine sehr selbständige Stellung) aus dem Schoße der Dinosaurier (von verschiedenen Vertretern derselben) entspringen ließ. Diesen diphyletischen Anschauungen wurde namentlich von Marsh (77, 80), W. A. Forbes (81), Beddard (83), Hörnes (84), Dames (84),

1) Anders lautende Angaben, wie z. B. die von W. K. Parker (87, 89), wonach die Vögel gegenüber den Reptilien und Säugetieren aus einem ganz selbständigen Zweige der Protovertebraten entstammt sein sollten, waren nicht genügend begründet und fanden keine Zustimmung.

2) Vogt betrachtete die Verwandtschaft der Ratiten und Dinosaurier als eine zweifelhafte.

Digitized by Google

mir (85, 88) und vielen anderen Autoren mit dem Nachweise der völligen Zusammengehörigkeit aller Vögel und der Ableitbarkeit der Ratiten von carinaten Vorfahren widersprochen; sie dürfte jetzt von Niemand mehr angenommen werden.

Die von der überwiegenden Mehrzahl der Autoren vertretene Richtung erblickt in der Abteilung der Vögel (Saururae und Ornithurae mit bezahnten und zahnlosen, sowie carinaten und ratiten Vertretern) eine durchaus einheitliche Abteilung, wie sehr sie auch sekundär in zum Teil scharf geschiedene Gruppen sich sonderte, und tritt demgemäß für einen monophyletischen Ursprung derselben ein. Aber auch hier finden sich zwei ganz divergente Anschauungen, indem die Einen nach Huxley's Vorgange die Ratiten als die Ausgang gebenden, die Carinaten als die von ihnen abzuleitenden auffaßten, während die Anderen (Owen, T. J. Parker, ich, Gadow u. A.) die bekannten Ratiten als die Abkömmlinge der Carinaten infolge sekundärer Rückbildung der Flugfähigkeit beurteilten. Im ersteren Falle wurde von gewissen Autoren nach einem Reptil gesucht, in welchem der aufrechte Gang und die Lauffähigkeit besonders entwickelt war, im letzteren nach einem Saurier, welcher die Flugfähigkeit mehr oder minder entfaltet zum Ausdruck brachte. Als solche boten sich auf der einen Seite die Dinosaurier und besonders deren orthopode Formen, auf de anderen die Patagiosaurier dar.

Die Zahl der Autoren, welche in den Dinosauriern mehr oder minder nahe Verwandte der Vögel erblickten, ist sehr erheblich. Insbesondere sind für diese Relationen Owen (41, 83), Gegenbaur (63, 64), Cope (67 [nur Ratiten], 84, 85), Phillips (67), Huxley (68, 70, 71, 79, 82), Mivart (71, 81 [nur Ratiten]), Woodward (71, 83), Marsh (77, 81, 84), Wiedersheim 78—86 [nur Ratiten])[1]), Dollo (81), T. J. Parker (82), Baur (82, 85, 87), ich (83, 88), Hörnes (84), Menzbier (87), Haeckel (89, 95, 98), Steinmann und Döderlein (90), Brauns (90), Osborn (00) eingetreten, aber in sehr verschiedenem Grade. Huxley, Mivart, Woodward, Wiedersheim, Dollo, T. J. Parker, Baur[2]), Hörnes,

1) In den späteren Auflagen der vergleichenden Anatomie (93 98, 02) tritt Wiedersheim nur für Verwandtschaft der Vögel zu den Reptilien ein.

2) Baur betonte zuerst mit Bestimmtheit, dann nur mit Wahrscheinlichkeit diese Abstammung, um sie später aufzugeben.

Digitized by Google

MENZBIER[1]), OSBORN[2]) leiteten die Vögel direkt von den Dinosauriern ab, sei es, daß sie unbekannte generalisierte Vertreter derselben annahmen, oder daß sie an bestimmte Formen derselben (namentlich die carnivoren theropoden Compsognathidae und Ornithomimidae oder die herbivoren ornithopoden Iguanodontidae und Verwandte) dachten. GEGENBAUR (der namentlich auf Compsognathus hinwies), COPE, MARSH, BAUR (87), ich (88), STEINMANN und DÖDERLEIN, BRAUNS, HAECKEL hoben nur die morphologische Aehnlichkeit und Verwandtschaft zwischen Dinosauriern und Vögeln hervor und leiteten beide von einer indifferenteren, dinosaurierähnlichen Form ab, wobei HAECKEL (89, 98) für eine Differenzierung der Vögel in der Trias, ich (88) dagegen, unter Betonung des nur mittleren Grades der Verwandtschaft, für eine bereits im Paläozoischen stattgefundene Abzweigung derselben eintrat. Die mannigfachen morphologischen Aehnlichkeiten (namentlich im Becken und der unteren Extremität) erklärte ich hierbei vorwiegend als Konvergenz-Analogien, jedoch auf Grundlage einer indessen nicht zu überschätzenden Blutsverwandtschaft. Aehnliche Anschauungen vertraten auch VOGT (78), MARSH (80), DAMES (84), während SEELEY (80, 81), VETTER (85) und ich (00) noch mehr den Schwerpunkt auf die bloße Analogie (Konvergenz-Anpassung) legten; ich beurteilte somit 00 gegenüber 88 die genetischen Relationen der Dinosaurier und Vögel als erheblich losere und fand in den Uebereinstimmungen des Körperbaues und der Pneumaticität, welche von anderen Autoren für die Verwandtschaft ins Feld geführt wurden, ganz überwiegend sekundäre Konvergenzerscheinungen, denen die genügende Resistenz für den beabsichtigten Nachweis fehle. OWEN (66, 75, 78), W. K. PARKER (87, 88), CLELAND (87), MEHNERT (88), TSCHAN (90), ZITTEL (90), GADOW (93, 96) endlich sprachen sich überhaupt gegen eine Verwandtschaft der Dinosaurier mit den Vögeln aus und deuteten die Aehnlichkeiten im Bau lediglich als Konvergenz-Analogien.

---

1) MENZBIER nahm einen mit Dunen versehenen Dinosaurier als Ausgang der Vögel an.

2) OSBORN's Arbeit kennzeichnet sich durch eine ebenso gründliche wie vorsichtige Abschätzung der Beziehungen der Vögel zu den quadrupeden und bipeden Dinosauriern. Die Monimostylie der Dinosaurier erscheint ihm nicht als Hindernis für die Ableitung der Vögel von denselben, da auch bei gewissen Lacertiliern und Ophidiern das Quadratum wieder in bewegliche Verbindung mit dem Schädel unter Rückbildung der Schläfenbogen getreten sei.

Digitized by Google

Die Verwandtschaft der Vögel mit den Patagiosauriern (Pterosauriern) wurde vornehmlich von Owen (66, 75, 78), Seeley (66, 71, 91), Cope (67, nur mit Archaeopteryx), Mivart (71, 81, nur mit den Carinaten), Wiedersheim (82, 83, nur mit den Carinaten), Gerstäcker (87, Archaeopteryx), E. T. Newton (88), mittelbar auch von Haeckel (95) vertreten. Owen und Seeley nahmen die (nach Seeley warmblütigen) Patagiosaurier als Vorfahren der mit carinaten Formen beginnenden Vögel an; Newton und Haeckel traten nur für die Verwandtschaft zwischen beiden ein, wobei Haeckel ganz allgemein die (nach ihm wahrscheinlich warmblütigen) Dracones (Dinosaurier und Patagiosaurier) im Auge hatte und sich nicht speciell auf die Patagiosaurier bezog. Gerstäcker hielt überhaupt Archaeopteryx nicht für einen Vogel, sondern für einen den Patagiosauriern am nächsten stehenden Sauropsiden. Alle diese, die Relationen zu den Pterosauriern betreffenden, Anschauungen fanden keinen Anklang oder selbst Widerspruch bei Huxley, Wiedersheim (78), Vogt (79), Dames (84) mir (88, 00), Gadow (93, 96), Beddard (98), Osborn (00) und verboten sich ohne weiteres durch die fundamental abweichende Gestaltung der Flugorgane der Patagiosaurier und Vögel. Bei den Patagiosauriern wurde dasselbe durch eine zwischen vorderer und hinterer Extremität ausgespannte und vornehmlich durch den 5. Finger der Hand gestützte Flughaut nach Art der Chiropteren, bei den Vögeln durch einen mit Schwung- und Deckfedern versehenen Flügel gebildet, der aus der vorderen Extremität unter Rückbildung des 5., wohl auch des 4. Fingers hervorging[1]). Die

---

1) Die Deutung der 3 Finger des Vogelflügels ist trotz eingehender und zahlreicher vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Untersuchungen noch nicht endgiltig entschieden. Für die Homologie mit den 3 ersten Fingern (I, II, III) der Reptilienhand entschieden sich Cuvier (05), Nitzsch (11), Meckel (24), v. Baer (28), Gegenbaur (64—98), Key (66), Huxley (71), A. Rosenberg (73), Alix (74), Jeffries (81), W. K. Parker (87, 88), Wiedersheim (83—93), Jackson (88), ich (88), Zehntner (90), Pycraft (84—86, Archaeopteryx), Nassonow (96, Struthio) u. A., für die 3 mittleren Finger (II, III, IV) Owen (46, 62), Wyman (55), Morse (74), Shufeldt (82), Coues (87), Leighton (94, neigt dieser Deutung mehr zu, ohne die erstgenannte [I, II, III] ganz auszuschließen), Norsa (95), Mehnert (97), Wiedersheim (98, 02, zieht diese Deutung gleichfalls ohne sichere Entscheidung der ersten vor), für I, II, IV (unter Ausfall des 3. Fingers) Tschan (89, auf Grund einer von W. K. Parker zuerst [87, Proc. Royal Soc. 88] gemachten,

Digitized by Google

beiden Abteilungen gemeinsame Pneumaticität bildet nur eine sekundäre Konverzenz-Analogie resp. Parallelität.

Auch mit den Crocodiliern zeigte die anatomische Untersuchung zahlreiche Aehnlichkeiten, so daß GEGENBAUR (64, 65) sagen konnte, daß von allen lebenden Reptilien diese den Vögeln am nächsten ständen. HUXLEY (82), DOLLO (82, 83), COPE (82, 85, 87), SEELEY (91), HAECKEL (95) u. A. trugen dem weitere Rechnung. HUXLEY nahm an, daß Crocodilier und Vögel von den Dinosauriern abstammten, SEELEY (91) verband Crocodilier, Dinosaurier, Patagiosaurier und Vögel zu den Ornithomorpha, HAECKEL (95) zu den Ornithocrania, OSBORN (00) zu den Archosauria[1]). Die genauere Untersuchung, namentlich der Weichteile, ergiebt aber zwischen Crocodiliern und Vögeln neben den mancherlei Aehnlichkeiten doch so viele und durchgreifende Differenzen, daß die bezügliche Verwandtschaft beider zwar nicht abzuweisen, aber doch nur an zweiter Stelle anzunehmen ist. Von einer Ableitung von crocodil-ähnlichen Vorfahren kann aber keine Rede sein.

Auch Beziehungen zu den Chelonia (HAECKEL 65)[2]), Anomodontia (HAECKEL 65, 70)[2]), Plesiosauria (W. K. PARKER 88, 90, TSCHAN 89) und selbst Ichthyosauria (W. K. PARKER 90) sind auf Grund dieser oder jener oberflächlichen, aber sehr überschätzten Aehnlichkeiten und Konvergenzanalogien (gewisse Schädelcharaktere, Zahnlosigkeit, Halswirbelsäule etc.) hervor-

---

aber dann [Phil. Trans. 88] widerrufenen Angabe über die Existenz eines Schaltknorpels zwischen dem 2. und 3. Metacarpus). HURST (93, 94) endlich trat ein für die Existenz von 5 Fingern an der Hand des Archaeopteryx, von denen das Berliner Exemplar I, II, III, das Londoner IV und V zur Ansicht bringe, fand aber durch PYCRAFT's genaue Untersuchungen (94—96) eine definitive Widerlegung. Ebenso darf die Anschauung von TSCHAN als beseitigt gelten, während die Kontroverse zwischen den Deutungen I, II, III und II, III, IV noch zu entscheiden ist.

1) COPE (87) schloß die Crocodilier in die Dinosaurier ein und verband diese mit den Patagiosauriern und Theromorphen zu den Archosauriern, während BAUR (87), LYDEKKER (88/90) und ich (00) die ganz abweichenden Theromorphen aus dieser Gruppe entfernten und nur für die Crocodilia, Dinosauria und Patagiosauria den Terminus Archosauria gebrauchten. Ich verband mit dieser Bezeichnung zugleich den Begriff der am höchsten stehenden Reptilien (ἀρχός, Führer, Fürst), während COPE, unter sehr hybrider Wortbildung, die hohe Ausbildung der Schläfenbogen am Kopfe dieser Sauropsiden mit dieser Benennung zum Ausdruck bringen wollte.

2) HAECKEL hat diese Anschauungen längst verlassen.

gehoben worden. Die genauere Untersuchung läßt die behaupteten Verwandtschaften nicht annehmbar erscheinen.

Bedeutungsvoller erweisen sich jene Reptilien, die wir als die tiefsten ansprechen und welche der Wurzel der Sauropsiden am nächsten stehen, die Rhynchocephalier und Lacertilier.

An die Rhynchocephalier, speciell die paläozoischen Proterosaurier (Proganosaurier Baur, Progonosaurier Haeckel) ist namentlich von Haeckel (95, 98) und Osborn (00) gedacht worden. Haeckel läßt offen, ob die Vögel von den Dinosauriern oder von den Progonosauriern abstammen; Osborn bezeichnet die Proganosaurier (wobei er namentlich auch Kadaliosaurus erwähnt) als den möglichen Ausgang des Vogelstammes, um sich aber schließlich mit größerer Wahrscheinlichkeit für eine Ableitung von primitiven Dinosauriern zu entscheiden. Ich sprach mich (00) gegen eine speciellere Verwandtschaft der Vögel mit den Rhynchocephaliern aus. Daß die letzteren zufolge ihrer primitiven Stellung eine Anzahl Charaktere darbieten müssen, die auch für die Vögel als Ausgang gebend angenommen werden können, leuchtet ein; aber diese Charaktere können bei ihrer Allgemeinheit auch für die Verwandtschaft mit anderen Sauropsiden geltend gemacht werden, und zudem bieten die Rhynchocephalier schon zahlreiche Kennzeichen einer specifischen Differenzierung dar, welche eine Anknüpfung oder Ableitung der Vögel von ihnen verbieten.

Ferner sind die Lacertilier resp. Lacertilier-artige Reptilien als mutmaßliche nahe Verwandte oder selbst Vorfahren der Vögel angeführt worden (Wiedersheim 78, 84, 85, Vogt 79, Mivart 81, d'Arcy Thompson 85, Beddard 86, Gadow 93), wobei Wiedersheim und Vogt die eidechsenartigen Reptilien speciell als die Vorfahren der Carinaten ansprachen, Mivart und d'Arcy Thompson auf besondere Aehnlichkeiten mit den Chamaeleontidae hinwiesen und Beddard an eine Ableitung der Crocodilier, Dinosaurier und Vögel von Varanus-ähnlichen Lacertiliern dachte. Flower (86) bezeichnete Archaeopteryx als Mittelform zwischen Lacertiliern und Vögeln. Ich gab 88 nicht zu ferne und allgemeine Relationen zu lacertilierartigen Reptilien, nicht aber specielle zu den Chamaeleontiden zu und ließ die Vögel in der Nähe der lacertilen Wurzel vom Sauropsidenstamme abgehen. Gadow hob hervor, daß von allen Reptilien höchstens die Lacertilier als wahrscheinliche Vorfahren der Vögel in Frage kämen. In meiner späteren Veröffentlichung (00) wies ich auf die Anazygocrotaphie

Digitized by Google

der Lacertilier und die Katazygocrotaphie der Vögel hin, welche Differenz eine Ableitung der letzteren von den ersteren ausschließe; es müsse an einen katazygocrotaphen oder dizygocrotaphen Vorfahren der Vögel gedacht werden.

Endlich wurde von mehreren Autoren hervorgehoben, daß eine Einreihung der Vögel in die Reptilien ebensowenig möglich sei, wie ihre Ableitung von irgend einer bekannten Ordnung derselben. Diese Anschauung wurde namentlich von Marsh (80), Dames (84, 87), Pavlow (85), Vetter (85), Cleland (87), W. K. Parker (87, 90), mir (88, 00), Zittel (90), Gadow (93, 96) vertreten. Marsh definierte einen generalisierten Sauropsiden mit freiem Quadratum als Ahnen der Vögel; Parker (90) nahm als mutmaßliche Vorfahren eine wohl unmögliche Mischform an, welche hintere Gliedmaßen nach Art der Dinosaurier, einen Hals wie die Plesiosaurier und einen Kopf ähnlich wie die Ichthyosaurier besessen habe, und behauptete zugleich, daß der Vogelflügel nicht vom Cheiropterygium, sondern vom Ichtyopterygium abzuleiten sei (!); Gadow bezeichnete (93) die lacertilierähnlichen Vorfahren der Archaeopteryx und der ornithuren Vögel als Herpetornithes und diagnostizierte dieselben (96) als Reptilien mit aufrechtem Gang, freien Tarsalia und Metatarsalia, mit nicht fixiertem Quadratum, ohne obere und laterale getrennte Fossae temporo-parietales, mit einem bifurcaten Os pubis und mit kompleter alveolärer Dentition, — also keinem bekannten Dinosaurier gleichend. Dames (97) betrachtete Reptilien und Vögel als besondere Aeste des Sauropsidenstammes. Ich (00) hob hervor, daß die Vögel nicht von den monimostylen Archosauriern abzuleiten seien, sondern einen selbständigen Stamm bilden, der sich in sehr früher Zeit (wohl im Karbon) mit dem den Reptilien Ursprung gebenden Stamme von der gemeinsamen Wurzel abzweigte und im Laufe der Zeit zu einer noch höheren Entwickelung, als sie die höchsten Archosaurier darbieten, gelangte. Die gemeinsamen, realiter noch unbekannten, aber vermutlich nach Art primitivster streptostyler Tocosaurier organisierten Vorfahren der Reptilien (Proreptilia) und der Vögel (Proaves) bezeichnete ich als Prosauropsiden, mit welchen Namen für hypothetische Tiere nicht das Mindeste prätendiert, sondern womit lediglich vorläufige Begriffe für eine konstruierte Organisation gegeben werden sollten. Alle diese Formen seien kleine, streptostyle, tocosaurier-ähnliche Tiere gewesen, deren eventuelle sonstige Organisation mit Hilfe morphologischer Erwägungen als mehr oder minder wahrscheinlich

erkannt werden könne, deren reale Existenz aber bisher noch durch keinen paläontologischen Fund erwiesen sei.

An diesen Angaben habe ich jetzt nichts zu ändern und verweise hinsichtlich der weiteren Entwickelung der Vögel aus dieser Ausgangsform auf meine bezüglichen Ausführungen von 88, in denen auch über die Entstehung und Ausbildung der Warmblütigkeit der höheren Wirbeltiere gehandelt wurde.

Bei der Entwickelung der reptilienartigen Proaves (Herpetornithes Gadow) zu Vögeln treten namentlich drei Faktoren in den Vordergrund: 1) die höhere Ausbildung des Klettervermögens, 2) die Entfaltung eines Federkleides aus der bisherigen Beschuppung und bei höherer Ausbildung desselben die Entwickelung der Flugfähigkeit und der Warmblütigkeit, 3) die Ausbildung des aufrechten Ganges. Manche Autoren, welche für intimere Beziehungen zwischen Vögeln und Dinosauriern eintraten, so auch Osborn (00) [1]), stellten die Ausbildung des aufrechten Ganges zeitlich in den Vordergrund; ich fasse dieselbe als eine Folgeerscheinung an die beiden ersterwähnten Momente auf. Die frühesten Vorfahren der Vögel waren meiner Ansicht nach kriechende, vierfüßige Sauropsiden, welche die — auch zahlreichen Lacertiliern zukommende — Kletterfähigkeit nach und nach zu immer höherer Ausbildung brachten [2]). Daran schloß sich, hauptsächlich als Schutzvorrichtung, die Entwickelung des Federkleides an. Ein mit weichen Federn umhüllter Körper ist minder schwer als ein beschuppter und findet beim Herunterfallen von erhöhter Stellung in der Luft größeren Widerstand; ein solcher Körper fällt leichter und verringert die mit dem Fall verbundene

---

1) Osborn nahm bei den Vorfahren der Vögel, wenn ich ihn recht verstehe, zuerst ein terrestres Stadium, welches, ähnlich wie bei den Dinosauriern, mit einem vierfüßigen Gange begann und zur Erhebung des Körpers auf die beiden Hinterbeine führte, an und ließ erst an dieses das mit der Feder- und Flügelbildung einhergehende Baumleben anschließen. Ich glaube, daß damit die dinosaure Parallele zu sehr in den Vordergrund gestellt wird.

2) Diese Kletterfähigkeit unter Mitwirkung der vorderen Extremität ist nicht nur aus dem Skeletbau von Archaeopteryx zu erschließen, sondern auch aus den bewahrten Eigentümlichkeiten verschiedener Embryonen und Dunenjungen von noch lebenden Vögeln (z. B. Opisthocomus, gewisse Steganopodes und andere Schwimm- und Sumpfvögel) nachzuweisen. Bekanntlich persistieren auch bei zahlreichen Vögeln in jungen und älteren Stadien auch 1, 2 und selbst 3 Krallen am Flügel.

Gefahr. Durch Heranbildung gewisser Fluren höher entwickelter Konturfedern, namentlich an der vorderen Extremität und an dem zunächst noch langen und schlanken Schwanze (Saururae), kam es zu einer Vorrichtung, die ungefähr wie ein Fallschirm wirkte und die Gefahr beim Fallen noch mehr beseitigte. Die weitere Entfaltung der Schwung- und Steuerfedern mit entsprechender Umbildung der ihnen Unterlage gebenden Skeletteile (Ornithurae) führte unter beträchtlicher Zunahme der Flugmuskulatur zur Ausbildung des wirklichen Flugvermögens, welches dem Vogel auch ein Emporfliegen und ein wahres Luftleben gestattete. In diesem Federkleid war zugleich ein ausgezeichneter Wärmeschutz gegeben; damit und mit den höheren Lebensverrichtungen der Wärme produzierenden Teile des Körpers (Muskeln, Eingeweide) kam es allmählich zur Ausbildung der Warmblütigkeit (Homöothermie) aus den ursprünglich kaltblütigen (pökilothermen) Vorfahren. Damit ging weiter, namentlich mit Zunahme der Körpergröße und je nach dem mehr oder minder hoch entwickelten Luftleben und dem Körpervolumen, eine von den Lungen Ausgang nehmende Pneumatisierung des Skeletes und der Weichteile Hand in Hand, die auch ihrerseits für die Erleichterung des Körpers und die Regulation der Warmblütigkeit sorgen half[1]). Mit der Umbildung der vorderen Extremität zum Flugorgan war aber zugleich die Notwendigkeit gegeben, daß die hintere Extremität sich vorwiegend als Geh- oder Kletterorgan specialisierte; dies geschah, je nach den Lebensgewohnheiten der verschiedenen Vogelgruppen, in mannigfaltig zunehmender Weise und vollendete das eigenartige Gepräge des Vogelkörpers; doch zeigen die verschiedenartig entwickelten, aber recht verbreiteten Relikte von Krallen an den Flügeln, daß diese Differenzierung der beiden Extremitätenpaare des Vogels

1) Selbstverständlich behaupte ich damit nicht, daß die Pneumaticität zur Flugfähigkeit und Homöothermie in notwendigem Konnexe steht. Die Dinosaurier und Patagiosaurier bringen die erstere auch bei gewissen ihrer Vertreter sehr hochgradig zur Entwickelung, ohne daß hierbei die unbedingte Korrelation dieser drei Faktoren nachgewiesen werden kann. — Für die Erleichterung des Kopfes spielt bei Vögeln und anderen Wirbeltieren auch der Zahnverlust und die Umbildung der Kiefer zum Schnabel eine Rolle. Hier können verschiedene Parallelen zwischen Vögeln und dieser oder jener Reptilienordnung beobachtet werden; aus diesen rein sekundären Analogien sind aber ebensowenig wie aus dem parallelen Vorkommen der sekundär entwickelten Pneumaticität Schlüsse auf nähere genealogische Relationen zu ziehen.

sich nicht mit einem Schlage, sondern erst allmählich vollzog. Mannigfache sekundäre Aenderungen der Lebensweise dieser oder jener Vögel führten zugleich zu weiteren Umbildungen und Rückbildungen, von denen namentlich die sekundäre Verkümmerung der Flugfähigkeit sich als besonders ausdrucksvoll und weitreichende Korrelationen bedingend erwies. So kam es aus einstmals flugfähigen Vögeln (Ptenornithes, Protocarinatae, Carinatae) zu wieder fluglos gewordenen (Aptenornithes, Ratitae, fluglose Carinatae), und dieser Vorgang scheint sich zu recht verschiedenen Zeiten wiederholt und in verschiedenem Grade abgespielt zu haben. Hinsichtlich aller dieser weiteren Details sei auf die Untersuchungen (88) hingewiesen.

Nachtrag zur Litteratur.

Während des Druckes kamen mir noch einige Schriften zu, die ich nur zum Teil im Texte benutzen konnte, hier aber noch kurz anführen möchte (vergl. p. 596—604):

Burckhardt (Antarktisches Schöpfungscentrum 02). — Eimer (Skelet der Wirbeltiere und Entwickelung der Arten. Nach seinem Tode herausgegeben von Fickert und Gräfin v. Linden 01). — Beddard (Aramus 02), Pycraft (Gaumen der Neognathae 01), Shufeldt (Coccyges 01, Phoenicopteridae 01). — Andreae (Fossile Riesenvögel Patagoniens 99), Andrews (Prophaeton 99), Blasius (Diluviale Vogelfauna der Rübeländer Höhlen 01), Schuster (Vogelwelt der Tertiärzeit 02). — Boyce and Warrington (Nervous System 99). — Clark (Pterylosis of Podargus 01, Classification of Birds [auf pterylotischer Grundlage] 01), Haecker u. Meyer (Blaue Farbe der Vogelfedern 01), Shelford (Embryo und Nestling von Buceros 99, Embryo und Nestling von Centropus 00), Studer (Poussin de Chionis 01), Thompson (Pterylosis of Patagona 01). — Deditius (Stimmorgan der Passeres 02), Monti (Magendrüsen 98). — Schalow (Beiträge zur Oologie der recenten Ratiten 94).

Tafel-Erklärung.

Taf. XVIII bildet N. accessorius externus und Plexus brachiales von einigen Vögeln ab, Taf. XIX und XX die Schultermuskeln der rechten Seite von Anser cinereus, Taf. XXI und XXII verschiedenes Detail der betreffenden Muskeln der Vögel.

Die Skeletteile sind auf Taf. XIX und XX ohne Unterscheidung von Knochen und Knorpel blau, die Muskeln auf Taf. XIX—XXI matt rot (mit lebhafterer Markierung des Rots an den Schnittflächen und den Ursprungs- und Insertionsstellen der Muskulatur) und die Nerven gelb wiedergegeben. Auf Taf. XVIII wurden die Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores weiß, die Nn. brachiales superiores grau, die Nn. thoracici superiores schwarz dargestellt. Ferner sind die Plexus brachiales der Uebersichtlichkeit wegen nicht vollkommen in ihrem natürlichen Verlaufe, sondern in einer Lage abgebildet, wo die ventralen Teile des Brustgürtels mit ihren Weichteilen eine Zerrung lateralwärts erlitten haben (vergl. auch Tafelerklärung des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, IV, 1900, p. 692).

Sämtliche Abbildungen sind ausgewählte Kopien aus den Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888, zum Teil unter Veränderung der Größenverhältnisse.

Für alle Figuren der Tafeln giltige Bezeichnungen:

A. Knochen und Bänder.

Ac, *Acroc* Acrocoracoid.
Acrom Acromion.
C Costa, Rippe.
C. 1—5 Erste bis fünfte Rippe.
C. cv, *c. cv* Freie (bewegliche) Cervicalrippe.
c. cv. 1—3 Erste bis dritte bewegliche Cervicalrippe.
C. d Dorsalrippe (Vertebrocostale).
C. st. 1—8 Erste bis achte Sternalrippe (Sternocostale).
Cl Clavicula.
Cor Coracoid.
Cp. H Caput humeri.
Cr. l. H Crista lateralis humeri.
Cr. m. H Crista medialis humeri.
Cr. st Crista sterni.
Epc. r Epicondylus radialis (lateralis) humeri.

Ep. u Epicondylus ulnaris (medialis) humeri.
F. pn Fossa pneumo-anconaea humeri.
H Humerus.
Hy Os hyoideum.
Il Präacetabularer Teil des Os ileum.
Inc. st. Incisura sterni.
L. ip Linea interpectoralis (sterni).
L. ip. cr Linea interpectoralis der Crista sterni.
L. ip. st Linea interpectoralis der Außenfläche des Sternum.
Lg, Lig Ligamentum (auf Fig. 247 und 248 Lig. acrocoraco-humerale).
Lg. ac. am Lig. acrocoraco-acromiale.
Lg. ac. h Lig. acrocoraco-humerale.
Lg. cr. cl Lig. cristo-claviculare.
Lg. sc. h Lig. scapulo-humerale laterale (Fig. 261).
Lg. st. sc Lig. sterno-coraco-scapulare internum.
Ma Mandibula.
Mb. c. cl Membrana coraco-clavicularis.
Mb. st. c. cl Membrana sterno-coraco-clavicularis.
P. ac. ext Aeußere Gehöröffnung.
Pc, Pcor Procoracoid, Proc. procoracoideus coracoidei.
Pl. pp. st Planum postpectorale sterni.
Pr. cs Protuberantia coraco-scapularis (Fig. 239).
Pr. l. a. st Processus lateralis anterior s. praecostalis sterni.
Pr. l. H, Pr. lat. H Processus lateralis humeri.
Pr. m. H Processus medialis humeri.
Pr. unc Proc. uncinatus.
Pr. unc. 5 Proc. uncinatus der 5. Dorsalrippe (Thorakalrippe).
Proc Rudiment des Proc. procoracoideus.
Pub Os pubis.
Q Quadratum.
R Radius.
S. spc Sulcus supracoracoideus (Foramen triosseum, Fig. 239).
Sc Scapula.
Sp. cor Spina coracoidea (Acrocoracoid).
Sp. st Spina sterni.
St Sternum.
T. l. H, Tb. l. H Tuberculum laterale humeri.
T. m. H, Tb. m. H Tuberculum mediale humeri.
U Ulna.

B. Nerven.

Auf Taf. XVIII sind die Nerven ohne weitere Zuthat mit ihren Anfangsbuchstaben, auf Taf. XIX—XXII mit vorgesetztem *N.* bezeichnet.
a, anc Nervus anconaeus.
a. h, N. a. h Nervus anconaeus humeralis.
a. sc, N. a. sc Nervus anconaeus scapularis.

acc. ext, *N. acc. ext* Ramus accessorius externus s. posterior nervi vago-accessorii.
ax, *N. ax* Nervus axillaris.
N. ax. com Nervus axillaris communicans cum nervo radiali.
ax. cut, *N. ax. cut* Ramus cutaneus nervi axillaris.
b, *bic*, *N. bic* Nervus musculi bicipitis.
Br. inf, *N. br. lg. inf* Nervus brachialis longus inferior.
Br. inf. r, *N. br. lg. inf. r* Ramus radialis nervi brach. long. inf.
Br. inf. u, *N. br. lg. inf. u* Ramus ulnaris nervi brach. long. inf.
br. inf, *N. br. inf*, *N. brach. inf* Nervus musculi brach. inf.
Br. sup, *N. br. lg. sup* Nervus brachialis longus superior.
cbr. a, *N. cbr. a* Nervus musc. coraco-brachialis anterioris.
cbr. p, *N. cbr. p* Nervus musc. coraco-brachialis posterioris.
N. com. ax Nervus communicans axillaris cum nervo radiali.
cuc Spinalnerven für den M. cucullaris + sterno-cleido-mastoideus.
cut, *N. cut* Nervi cutanei, Hautnerven.
cut. inf, *N. cut. br. inf* Nervus cutaneus brachii inferior.
cut. lt. rad, *N. cut. lt. rad* Rami cutanei laterales nervi radialis.
cut. sup, *N. cut. br. sup* Nervus cutaneus brachii superior.
N. cv Nervus cervicalis.
N. cv. 13, *15* Nervus cervicalis XIII, XV.
d Nervus descendens cervicalis (Fig. 180—182).
N. d Nervus deltoides.
N. d. cut Nervus cutaneus dorsi.
N. d. min Nervus musc. deltoidis minoris.
N. d. mj Nervus musc. deltoidis majoris.
N. d. pt Nervus musc. deltoidis propatagialis.
N. d, *N. l. d* Nervus musc. latissimi dorsi.
l. d. a, *N. l. d. a* Nervus musc. latissimi dorsi anterioris.
N. l. d. dc Nervus musc. latissimi dorsi dorso-cutaneus.
N. l. d. mpt Nervus musc. latissimi dorsi metapatagialis.
l. d. p, *N. l. d. p* Nervus musc. latissimi dorsi posterioris.
p, *Np* Nervus musc. pectoralis (thoracici).
p. abd, *N. p. abd* Nervus musc. pectoralis abdominalis.
p. cut Nervus pectoralis cutaneus.
p. th, *N. p. th* Nervus musc. pectoralis thoracici.
R. cut Rami cutanei des N. axillaris und N. radialis.
rad, *N. rad* Nervus radialis.
rh, *N. rh* Nervus musc. rhomboidis.
rh. prf, *N. rh. prf* Nervus musc. rhomboidis profundi.
rh. spf, *N. rh. spf* Nervus musc. rhomboidis superficialis.
s, *N. s* Nervus musc. serrati.
N. s. a Nervus musc. serrati superficialis anterioris.
N. s. mpt Nervus musc. serrati superficialis metapatagialis.
N. s. p Nervus musc. serrati superficialis posterioris.
s. prf, *N. s. prf* Nervus musc. serrati profundi.
s. spf, *N. s. spf* Nervus musc. serrati superficialis.
s. spf. a Nervus musc. serrati superficialis anterioris.
s. spf. p Nervus musc. serrati superficialis posterioris.
s. spf. pt Nervus musc. serrati superficialis metapatagialis.

sbc Nervus musc. subcoracoidei.
sbsc Nervus musc. subscapularis.
sbsc. e Nervus musc. subscapularis externi.
sbsc. i Nervus musc. subscapularis interni.
sc Aeste für die Musculi scaleni.
sch, *N. sch* Nervus musc. scapulo-humeralis.
sch. a, *N. sch. a* Nervus musc. scapulo-humeralis anterioris.
sch. p, *N. sch. p* Nervus musc. scapulo-humeralis posterioris.
spc, *N. spc* Nervus musc. supracoracoidei.
stc, *N. stc* Nervus musc. sterno-coracoidei.
t. mj Nervus musc. teretis majoris (Fig. 184).
N. th. cut Nervus cutaneus thoracis.
N. vag Nervus vagus (vago-accessorius, Taf. XIX).
IX N. glossopharyngeus
X N. vago-accessorius } (Fig. 180—182).
XII N. hypoglossus
X—XXV N. spinalis X—XXV (Fig. 183—197).

Außerdem enthält die Nerventafel XVIII noch die Abkürzungen:
c. cr. 1, 2, 3 Freie (beweglich articulierende) Costae cervicales I, II, III.
c. d. 1 Erste Costa dorsalis s. thoracica.

C. Muskeln, dazu gehörende Gebilde aus Stützgewebe und sonstige Weichteile auf den Muskeltafeln.

a Musc. anconaeus.
a. c, *a. cor*, *anc. cor* M. anconaeus coracoideus resp. seine Sehne.
a. cl Caput claviculare (accessorium claviculare) m. anc. scapularis (Fig. 251).
a. cor M. anconaeus coracoideus.
a. h M. anconaeus humeralis.
l Caput laterale m. anc. humeralis.
m Caput mediale m. anc. humeralis.
mi Intermediärer Zipfel desselben.
mm Medialer Zipfel desselben.
p Caput posticum m. anc. humeralis.
a. sc M. anconaeus scapularis.
$a. sc^a$ Ventrale scapulare Ankerung desselben.
$a. sc^b$, $(a. sc + d)^b$ Dorsale scapulare Ankerung desselben (resp. des M. anc. scapularis und deltoidis major).
$a. sc^c$ Proximale humerale Ankerung desselben.
$a. sc^d$ Distale humerale Ankerung desselben.
An Analöffnung.
B Hintere Extremität (Fig. 237, 238).
b, *bic* M. biceps brachii.
b. cr Coracoidaler Kopf des M. biceps brachii (Taf. XXII).
$b. cr_I$ Lateraler Teil desselben (Fig. 244—247).
$b. cr_{II}$ Medialer Teil desselben (Fig. 244—247).
$b. cr^a$ Breit und dünn aponeurotisch entspringender Teil bei Rhea (Fig. 239).

Digitized by Google

b. h Humeraler Kopf des M. biceps brachii (Taf. XXII).
b. h + b. cr Medialer oder coraco-humeraler Kopf des M. biceps brachii.
b. pt, b. pat, bic. pt M. biceps propatagialis.
b. r Am Radius inserierende Sehne des M. biceps brachii.
b. st Vom Sternum entspringende Partie des M. biceps brachii bei Rhea (Fig. 239).
b. u An der Ulna inserierende Sehne des M. biceps brachii.
bic $\asymp$ Coracoidaler Kopf des M. biceps brachii (Taf. XX).
bic $\asymp\asymp$ Humeraler Kopf des M. biceps brachii (Taf. XX).
br_1 siehe *d. pt* (zum Propatagialis brevis gehender Muskelzipfel des M. deltoides propatagialis).
br. inf M. brachialis inferior.
cbr, cbr. a M. coraco-brachialis anterior.
cbr. p M. coraco-brachialis posterior.
cl. hy M. cleido-hyoideus.
cuc M. cucullaris (trapezius) + sterno-cleido-mastoideus.
cuc. 1 Kopfteil desselben (Fig. 237, 238).
cuc. 2 Halsteil desselben (Fig. 237, 238).
cuc. dc M. cucullaris dorso-cutaneus (Fig. 237, 238).
cuc. pt M. cucullaris propatagialis (Fig. 237, 238).
cuc $\asymp$ Auf die Schulterfascie etc. aberrierender Teil des M. cucullaris (M. cucull. omo-cutaneus, Fig. 198).
cuc (H. Th) Halsteil des M. cucullaris (Fig. 198, 199).
cuc (K. Th) Kopfteil des M. cucullaris + sterno-cleido-mastoideus (Fig. 198).
d M. deltoides.
d. min M. deltoides minor.
d. mj M. deltoides major.
d. mj. br Pars brevis m. deltoidis majoris (Fig. 226).
d. mj. lg Pars longa m. deltoidis majoris (Fig. 226).
d. mj $\asymp$ Aberration des M. deltoides major an die Vorderarmfascie bei Cypselus (Fig. 229).
d. pt M. deltoides propatagialis.
br_1 Muskelzipfel desselben, der in die Sehne des Propatagialis brevis übergeht.
lg_1 Muskelzipfel desselben, der in die Sehne des Propatagialis longus übergeht.
d. pt. br M. deltoides propatagialis brevis.
d. pt. lg M. deltoides propatagialis longus.
dig M. depressor mandibulae (sog. digastricus mandibulae).
e Ursprungssehne des oberflächlichen sogen. M. extensor metacarpi radialis.
e_1 Ursprungssehne des tiefen sogen. M. extensor metacarpi radialis.
$e_1 d$ Distaler Zipfel desselben.
$e_1 p$ Proximaler Zipfel desselben.
e. m, e. m. r. lg Sogenannter M. extensor metacarpi radialis longus (M. brachio-radialis s. supinator longus).
e. m. prf, e. m. r. lg. prf Tiefer Kopf (Teil) desselben.
e. m. spf, e. m. r. lg. spf Oberflächlicher Kopf (Teil) desselben.

Digitized by Google

Exp. sec., exp. sec Sogenannter M. expansor secundariorum.
Fasc. ab Fascia antebrachii.
F. m. cbr. p Fascie des M. coraco-brachialis posterior.
F. m. sbc Fascie des M. subcoracoideus.
F. m. sbsc Fascie des M. subscapularis internus.
F. m. stc Fascie des M. sterno-coracoideus.
i (dem Muskelnamen beigefügt): Insertionsstelle des Muskels.
l. d M. latissimus dorsi.
l. d. a M. latissimus dorsi anterior.
l. d. dc M. latissimus dorsi dorso-cutaneus (Fig. 237, 238).
l. d. mpt M. latissimus dorsi metapatagialis.
l. d. p M. latissimus dorsi posterior.
lg siehe *d. pt* (Zum Propatagialis longus gehender Muskelzipfel des M. deltoides propatagialis).
Lig Lig. acrocoraco-humerale (Fig. 247, 248).
Lig. ac. am Lig. acrocoraco-acromiale.
Lig. ac. h Lig. acrocoraco-humerale.
Lig. cr. cl Lig. cristo-claviculare.
Lig. sc. h Lig. scapulo-humerale laterale.
Lig. st. sc, Lig. st. csc. i Lig. sterno-coraco-scapulare internum.
m siehe *a. h* (Caput mediale musc. anconaei humeralis).
M. a. c Quergestreifter Muskelbauch des Anconaeus coracoideus (Fig. 255—257).
m. sch. p M. scapulo-humeralis posterior (Fig. 253, 254).
Mb. c. cl Membrana coraco-clavicularis.
mi, mm siehe *a. h* (Intermediärer und medialer Zipfel des Cap. mediale m. anc. humeralis).
Mpt Metapatagium (Membrana alae posterior).
o (dem Muskelnamen beigefügt): Ursprungsstelle des Muskels.
obl. a. ext M. obliquus abdominis externus.
Oes Oesophagus.
p siehe *a. h* (Caput posticum musc. anconaei humeralis, Fig. 258—262).
p. a, p. abd M. pectoralis abdominalis.
p. abd. a Pars anterior desselben.
p. abd. p Pars posterior desselben.
p. pt M. pectoralis propatagialis resp. die ihn vertretende Sehne.
p. pt. a Vorderes Fascikel desselben (Fig. 233).
p. pt. br M. pectoralis propatagialis brevis resp. die ihn vertretende Sehne.
p. pt. lg M. pectoralis propatagialis longus resp. die ihn vertretende Sehne.
p. pt. lg. a Vorderer Zipfel desselben.
p. pt. lg. p Hinterer Zipfel desselben.
p. pt. p Hinteres Fascikel des M. pectoralis propatagialis (Pectoralis prop. posticus proprius, Fig. 233).
p. th M. pectoralis thoracicus.
p. th $\times$ Ursprung desselben von der paralophalen Fascie.
p. th $\times\times$ Ursprung desselben von dem Lig. cristo-claviculare.
p. uln Patella ulnaris.

p. uln. lat Patella ulnaris lateralis.
Ppt Propatagium (Membranae alae anterior).
pt Propatagialis (Tendo propatagialis).
pt. br Propatagialis brevis (Tendo propatagialis brevis).
$\alpha + \beta$ Distale Sehne des Propatagialis brevis.
α Distaler Zipfel derselben.
β Proximaler Zipfel derselben.
β_1 und β_2 Beide Fascikel derselben (Fig. 216).
γ Proximale Sehne des Propatagialis brevis.
pt (*br* + *lg*) Vereinigte Propat. brevis und longus (Fig. 251).
pt. lg Propatagialis longus (Tendo propatagialis longa).
ε Elastische Einlagerung (Elastik) desselben.
σ Vorderarm-Ankerung desselben.
rh M. rhomboides.
rh. prf M. rhomboides profundus.
rh. spf M. rhomboides superficialis.
s M. serratus superficialis.
s. a Pars anterior musc. serrati superficialis (M. serr. superf. anterior).
s. mpt Pars metapatagialis musc. serrati superficialis (M. serr. superf. metapatagialis).
s. p Pars posterior musc. serrati superficialis (M. serr. superf. posterior).
s. prf M. serratus profundus.
s. prf 1, 2, 3 Erstes, zweites, drittes Bündel des M. serr. profundus.
s. spf M. serratus superficialis.
s. spf. a M. serratus superficialis anterior.
s. spf. p M. serratus superficialis posterior.
sbc Caput coracoideum musc. subcoracoscapularis (M. subcoracoideus).
sbsc Caput scapulare musc. subcoracoscapularis (M. subscapularis).
sbsc. e M. subscapularis externus.
sbsc. i M. subscapularis internus.
sch. a M. scapulo-humeralis anterior.
sch. p M. scapulo-humeralis posterior.
spc M. supracoracoideus (resp. seine Sehne).
sph. c M. sphincter colli.
stc M. sterno-coracoideus (internus).
stc. prf M. sterno-coracoideus (internus) profundus.
stc. spf M. sterno-coracoideus (internus) superficialis.
sthy M. sterno-hyoideus.
T. a. cor Tendo musc. anconaei coracoidei.
tpt M. temporo-pterygoideus.
Tr Trachea.

$\alpha + \beta$ Distale Sehne des Propatagialis brevis (siehe *pt. br*).
α Distaler Zipfel desselben (siehe *pt. br*).
αv Ankerung des M. biceps brachii am Tuberculum mediale humeri (Fig. 240—246).

Digitized by Google

β Proximaler Zipfel der distalen Sehne des Propatagialis brevis (siehe *pt. br*).
γ Proximale Sehne des Propatagialis brevis (siehe *pt. br*).
ε Elastik des Propatagialis longus (siehe *pt. lg*).
σ Vorderarm-Ankerung des Propatagialis longus (siehe *pt. lg*).
$\times$ Distaler Knochen- oder Knorpelkern (Sesambein oder Sesamknorpel) in der Sehne des M. extensor metacarpi superficialis etc. (Fig. 219, 220).
$\times\times$ Proximaler Knochen- oder Knorpelkern (Sesambein oder Sesamknorpel) in der Sehne des M. extensor met. spf. etc. (Fig. 220).
* Durch das Os humerale-capsulare bedingte Erhebung im M. deltoides major (Fig. 226).
$\oplus$ Ligamentöse Schlinge für die Sehnen der Mm. latissimi anterior und posterior (Fig. 251).
! Sehnige Verbindung zwischen M. cucullaris dorso-cutaneus und M. latissimus dorso-cutaneus (Fig. 237).

Tafel XVIII.

Nerven für die Schultermuskeln.

Die Nn. thoracici superiores sind schwarz, die Nn. brachiales superiores grau, die Nn. brachiales inferiores und Nn. thoracici inferiores weiß wiedergegeben. Im übrigen sind die allgemeinen Erläuterungen der Tafelerklärung zu vergleichen (cf. p. 736a).

Fig. 180—182 illustrieren den Ramus posterior s. externus nervi vago-accessorii bei einigen Vögeln, Fig. 183—197 repräsentieren Plexus brachiales oder Teile derselben bei verschiedenen Vögeln. Auf mehreren Figuren sind nur die Hauptplexus wiedergegeben.

Fig. 180. Ramus externus n. vago-accessorii und benachbarte Nerven von Columba livia.

Fig. 181. Das Gleiche von Syrnium aluco.

Fig. 182. Das Gleiche von Corvus corone.

Fig. 183. Plexus brachialis von Struthio camelus. Verkleinerung $^2/_5$.

Fig. 184. Plexus brachialis von Rhea americana. V. $^1/_2$.

Fig. 185. Plexuswurzeln von Anser anser (= cinereus). Embryo von $4\,^1/_2$ cm Scheitelsteißlänge (a).

Fig. 186. Plexuswurzeln von Anser anser (= cinereus). Embryovon $4^1/_2$ cm Scheitelsteißlänge (b).

Fig. 187. Plexus brachialis von Anser anser (= cinereus). Ausgewachsenes Tier von 76 cm Scheitelsteißlänge (c).

Fig. 188. Serratus-Plexus von Chenopsis atrata (= Cygnus atratus). $^1/_1$.

Fig. 189. Plexus brachialis von Colymbus arcticus. Nn. thoracici superiores nicht wiedergegeben. $^4/_5$.

Fig. 190. Serratus-Plexus von Buteo buteo. $^3/_2$.

Fig. 191. Plexus brachialis von Spheniscus demersus. Nn. thoracici superiores nicht wiedergegeben. $^2/_3$.

Digitized by Google

Fig. 192. Plexus brachialis von Charadrius pluvialis. Nur der Hauptplexus wiedergegeben. $^3/_2$.

Fig. 193. Hauptplexus von Columba livia domestica. 1. Exemplar (a).

Fig. 194. Hauptplexus von Columba livia domestica. 2. Exemplar (b).

Fig. 195. Hauptplexus von Columba livia domestica. 3. Exemplar (c).

Fig. 196. Hauptplexus von Bucorax abyssinicus (= Bucorvus abyssinicus). $^1/_2$.

Fig. 197. Hauptplexus von Urocissa sinensis. $^4/_3$.

Tafel XIX.

Schultermuskeln von Anser anser (= cinereus).

Seitenansichten. Verkl. $^1/_3$.

Die Skeletteile sind auf dieser und der folgenden Tafel blau, die Sehnen und Bänder weiß, die Muskeln rot (ihre Querschnitte, Ursprungs- und Insertionsstellen intensiv rot), die Nerven gelb wiedergegeben.

Fig. 198. Schultermuskeln und benachbarte Muskulatur nach Wegnahme der Haut.

Fig. 199. Schultermuskeln nach Wegnahme des M. sphincter colli (*sph. c*), eines Teiles des M. cucullaris (*cuc* ×), der Mm. serratus metapatagialis (*s. mpt*), pectoralis thoracicus (*p. th*), pectoralis propatagialis (*p. pt*), pectoralis abdominalis (*p. a*), deltoides propatagialis (*d. pt*) und latissimus dorsi metapatagialis (*l. d. mpt*), der Propatagiales longus (*pt. lg*) und brevis (*pt. br*), des Propatagium (*Ppt*) und des Metapatagium (*Mpt*).

Fig. 200. Schultermuskeln nach Wegnahme der Mm. cucullaris et sterno-cleido-mastoideus (*cuc*), biceps propatagialis (*bic. pt*), deltoides major (*d. mj*) und der Ursprungsteile der Mm. latissimi dorsi anterior (*l. d. a*) und posterior (*l. d. p*).

Fig. 201. Schultermuskeln nach Wegnahme der Mm. rhomboides superficialis (*rh. spf*) und deltoides minor (*d. min*).

Fig. 202 [1]). Schultermuskeln nach Wegnahme der Mm. supracoracoideus (*spc*), biceps brachii (*bic. br*), der Insertionsteile der Mm. latissimi dorsi anterior (*l. d. a*) und posterior (*l. d. p*) und des M. anconaeus scapularis nebst Ankerungen (*a. sc*).

Fig. 203 [1]). Schultermuskeln nach Wegnahme der Mm. rhomboides profundus (*rh. prf*), coraco-brachiales anterior (*cbr. a*) und posterior (*cbr. p*), scapulo-humeralis anterior (*sch. a*) exkl. Ursprungs- und Insertionsteil und scapulo-humeralis posterior (*sch. p*).

Fig. 204. Brustbein, Schultergürtel und Humerus mit Angabe der Ursprünge (*o*) und Insertionen (*i*) der Muskeln. Die an den Außenflächen resp. den dem Zuschauer zugekehrten Flächen liegen-

1) Der nahezu mikroskopische M. anconaeus coracoideus (*a. cor*) ist, um ihn sichtbar zu machen, in Fig. 202 und 203 etwas zu dick wiedergegeben.

Digitized by Google

den sind durch rote durchgehende Linien, die an den Innenflächen resp. den dem Zuschauer abgekehrten Flächen befindlichen durch rote punktierte Linien angedeutet.

Fig. 205. Mm. thoracici superiores (rhomboides und serrati) und thoracici inferiores (sterno-coracoidei) nach Wegnahme des Humerus. Der Brustgürtel ist durchsichtig gedacht, um die von ihm bedeckten Muskeln sichtbar zu machen, und seine Umrisse sind in Punktlinien angegeben.

Tafel XX.

Schultermuskeln von Anser anser (= cinereus).

Fig. 206—210 Ventralansichten, Fig. 211 und 212 Seitenansichten mit nach vorn und dorsalwärts abduziertem Flügel. Verkl. $^1/_3$.

Hinsichtlich der Farben vergl. Taf. XIX (p. 736i).

Fig. 206 [1]). Schultermuskeln nach Wegnahme der Haut. Vergl. Fig. 198.

Fig. 207 [1]). Schultermuskeln nach Wegnahme der Mm. sphincter colli (*sph. c*), pectoralis thoracicus (*p. th*), pectoralis propatagialis (*p. pt*) und pectoralis abdominalis (*p. a*), der Propatagiales brevis (*pt. br*) und longus (*pt. lg*), des Propatagium (*Ppt*) und des Metapatagium (*Mpt*). Vergl. Fig. 199.

Fig. 208 [1]). Nach Wegnahme der Mm. supracoracoideus (*spc*), biceps brachii (*bic*), latissimi dorsi anterior (*l. d. a*) und posterior (*l. d. p*) und des M. anconaeus scapularis (*a. sc*). Vergl. Fig. 202.

Fig. 209 [1]). Nach Wegnahme der Mm. coraco-brachiales anterior (*cbr. a*) und posterior (*cbr. p*) und des M. scapulo-humeralis posterior (*sch. p*). Vergl. Fig. 203.

Fig. 210. Brustbein, Schultergürtel und Humerus mit Angabe der Ursprünge (*o*) und Insertionen (*i*) der Muskeln. Vergl. Fig. 204.

Fig. 211 [1]). Schultermuskeln nach Wegnahme der Haut. Hals nur angedeutet. Vergl. Fig. 198 und Fig. 206.

Fig. 212. Tiefste Schicht der Schultermuskeln. Vergl. Fig. 203 und 209.

Tafel XXI.

Propatagiales mit zugehöriger und benachbarter Muskulatur bei verschiedenen Vögeln.

Allenthalben ist die linke Seite abgebildet. Fig. 220 Kopie nach W. A. Forbes, im übrigen eigene Abbildungen nach der Natur (vergl. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, 1888). Figuren zum Teil verkleinert oder vergrößert. — Die Muskeln sind rot, die Nerven gelb wiedergegeben.

1) Vergl. betreffend Fig. 206—209 und 211 die vorhergehende Anmerkung.

Fig. 213. Numida meleagris (cf. 1, p. 518).

Fig. 214. Dytes auritus (= Podiceps cornutus) (cf. 2. A, p. 518).

Fig. 215. Chunga burmeisteri (cf. 2. B. a, p. 518).

Fig. 216. Pandion haliaëtos (cf. 2. B. 2, p. 518).

lg_1 Muskulöser Zipfel des M. deltoides propatagialis, der in den Propatagialis longus übergeht.

β_1 und β_2 Getrennte Sehnen des proximalen Zipfels der distalen Sehne des Propatagialis brevis.

Fig. 217. Cacatua sulfurea (cf. 3. A. a, p. 519).

Fig. 218. Hydrophasis chirurgus (= Parra sinensis) (cf. 3. A. b, p. 519).

Fig. 219. Larus marinus (cf. 3. A. b, p. 519).

$\times$ (Distales) Sesambein in der Sehne des M. extensor metacarpi radialis superficialis.

Fig. 220. Diomedea exulans (cf. 3. A. b, p. 519).

$\times$ Distaler, $\times\times$ proximaler Sesamknorpel in der Sehne des M. extensor metacarpi radialis superficialis.

Fig. 221. Todus subulatus (cf. 3. A. b, p. 519).

p.pt.lg und *p.pt.br* Tendo propatagialis longa und brevis.

Fig. 222. Ciconia nigra (cf. 3. B. a, p. 519, 520).

Fig. 223. Psophia leucoptera (cf. 3. B. a, p. 520).

Fig. 224. Alcedo ispida (cf. 3. B. a, p. 520).

d.pt.lg und *d.pt.br* M. deltoides propatagialis longus und brevis.

Fig. 225. Trachyphonus erythrocephalus (= Capito erythrocephalus (cf. 3. B. a, p. 520).

Fig. 226. Cyanocorax cyanopogon (cf. 3. B. a, p. 520).

* Durch das Os humero-capsulare bedingte Hervorragung an der Oberfläche des M. deltoides major.

Fig. 227. Colius castanonotus (cf. 3. B. a, p. 520).

Fig. 228. Phaëtornis superciliosus (cf. 3. B. a, p. 520).

Fig. 229. Cypselus apus (cf. 3. B. a, p. 520).

*d.mj** An die Vorderarmfascie aberrierende oberflächliche Partie des M. deltoides major.

Fig. 230. Podargus strigoides (cf. 3. B. b, p. 520).

Fig. 231. Upupa epops (cf. 3. B. b, p. 520).

Tafel XXII.

Detail der Schultermuskeln verschiedener Vögel.

Die Muskeln sind rot, die Nerven gelb, die Sehnen und Fascien weiß wiedergegeben.

Fig. 232—236. Darstellung des M. pectoralis propatagialis resp. der ihn vertretenden Sehne nebst angrenzenden Teilen. Allenthalben Ventralansichten der linken Seite.

Fig. 232. Pelecanus roseus.

p.pt.lg.a und *p.pt.lg.p* Vorderer und hinterer Zipfel des (oberflächlichen) Pectoralis propatagialis longus.

Fig. 233. Gennaeus nycthemerus (= Gallophasis nycth.).

p.pt.a und *p.pt.p* Vorderes und hinteres Fascikel des Pectoralis propatagialis (*p.pt.p* Pectoralis propat. posticus proprius).

Fig. 234. Conurus pertinax.

Fig. 235. Pelargopsis gurial.

Fig. 236. Merops apiaster.

Fig. 237, 238. Uebersichtsbilder über die lateral sichtbaren Mm. metapatagiales (Serratus metapatagialis [*s.mpt*]), dorso-cutanei (Cucullaris dorso-cutaneus [*cuc.dc*] und Latissimus dorso-cutaneus [*l.d.dc*]) und propatagiales (Cucullaris propatagialis [*cuc.pt*] und Deltoides propatagialis brevis und longus [*d.pt.br* und *d.pt.lg*]). Linke Seitenansicht.

Fig. 237. Trachyphonus erythrocephalus (= Capito erythr.).

! Zwischensehne zwischen M. cucullaris dorso-cutaneus und M. latissimus dorso-cutaneus.

Fig. 238. Cyanocorax cyanopogon (Mm. cucullaris dorso-cutaneus und latissimus dorso-cut. gehen unmittelbar in einander über).

Fig. 239—250. Darstellung des M. biceps brachii und M. biceps propatagialis. Linke Seite. Fig. 249 und 250 freie Kopien nach W. A. Forbes, die anderen Figuren eigene Abbildungen.

Fig. 239. Rhea americana. Ursprung des M. biceps brachii.

b.cr Von der Spina coracoidea mit kräftiger Sehne entspringender Kopf des M. biceps brachii (= Cap. coracoideum der Carinaten).

b.cra Von der ganzen Länge des lateralen Randes des Coracoids dünn und breit aponeurotisch beginnender Teil des M. biceps brachii.

b.st Vom Proc. sterno-coracoideus sterni kommende Fasern des M. biceps brachii.

Fig. 240. Cacatua sulfurea. Ursprung des M. biceps brachii.

b.cr Coracoidaler Kopf.

av Ankerung desselben am Tuberculum mediale humeri (*T.m.H*).

Fig. 241. Anthracoceros convexus (= Buceros conv.).

Fig. 242. Larus marinus.

b.cr Coracoidaler, *b.h* humeraler Kopf des M. biceps brachii.

b.e und *b.u* Am Radius und an der Ulna inserierende Sehnen des M. biceps brachii.

b.pt M. biceps propatagialis.

Fig. 243. Anous stolidus.

Fig. 244. Phalacrocorax carbo.

b.cr Cap. laterale s. coracoideum des M. biceps brachii.

b.h + *b.cr* Cap. mediale s. coraco-humerale des M. biceps brachii.

av Ankerungen desselben am Tuberculum mediale humeri (*T.m.H*).

Fig. 245. Pelecanus roseus.

* Ligamentöse Bildung an der Kapsel des Schultergelenkes, zu dem coraco-humeralen Kopf des M. biceps brachii (*b.h* + *b.cr*) in Beziehung stehend. — Uebrige Zeichenerklärungen s. bei Fig. 244.

Digitized by Google

Fig. 246. Fregata aquila.
Fig. 247. Porphyrio calvus.
Fig. 248. Hydrophasis chirurgus (= Parra sinensis).
Fig. 249. Ossifraga gigantea.

p.prf und *p.spf* Tiefe und oberflächliche Lage des M. pectoralis thoracicus.

Fig. 250. Thalassogeron culminatus (= Thalassiarche culm.).

Fig. 251. Propatagialis mit zugehöriger und benachbarter Muskulatur von Spheniscus demersus.

⊕ Ligamentöse Schlinge für die Insertionssehnen der Mm. latissimi dorsi anterior undposterior.

Fig. 252—257. M. anconaeus coracoideus und seine Sehne, zum Teil in ihrem Verhalten zur glatten Muskulatur der Secundarien (sogen. M. expansor secundariorum). Fig. 252—254 Anfangsteil, Fig. 255—257 Endteil.

Fig. 252. Catharistes urubu (= Catharista atrata).

a.c Sehne des Anconaeus coracoideus.
Lig.st.c.sc.i Ligamentum sterno-coracoscapulare internum.
Cor, Pr.stc.St, Sc Anheftungen desselben am Coracoid, dem Proc. sterno-coracoideus sterni und der Scapula.

Fig. 253. Eurystomus orientalis.

Acrom (+ Cl), Pc + Cor Anheftungen des Lig. sterno-coracoscapulare internum am Acromion (Clavicula) und am Coracoid mit Proc. procoracoideus.
m.sch.p Von dem M. scapulo-humeralis posterior ausgehende Sehnenschlinge, welche die Sehne des Ancon. coracoideus (*a.c*) umschließt.

Fig. 254. Tragopan satyra (= Ceriornis satyrus).

F.m.sbc und *F.m.sbsc* Von der Fascie des M. subcoracoideus und M. subscapularis kommender Schenkel des Lig. sterno-coracoscapulare internum.
m.sth.p Verbindungsstelle der Sehne des Anc. coracoideus (*a.c*) mit dem M. scapulo-humeralis posterior.

Fig. 255. Pelecanus roseus.

a.c Sehne des Ancon. coracoideus. — *a.sc* Endsehne des M. anconaeus scapularis.
Exp.sec Glatter Muskelbauch des Expansor secundariorum.
M.a.c Quergestreifter Muskelbauch des Ancon. coracoideus.

Fig. 256. Chauna chavaria.
Fig. 257. Ciconia nigra.
Fig. 258—262. Ursprung des M. anconaeus humeralis.
Fig. 258. Larus marinus.

mi und *mm* Intermediärer und medialer Zipfel des Caput mediale (*m*).
p Caput posticum des M. anconaeus humeralis.

Fig. 259. Ciconia nigra.
Fig. 260. Pelecanus roseus.
Fig. 261. Meleagris gallopavo.

l Caput laterale des M. anconaeus humeralis.
Lig.sch Ligamentum scapulo-humerale laterale.
Die übrigen Bezeichnungen s. Fig. 258.

Fig. 262. Psittacus erythacus.

Digitized by Google

Inhalts-Uebersicht.

Seite

Vorbemerkung 289

Kapitel V. Vögel 290

§ 17. **Schultergürtel, Brustbein und Humerus** 290
Litteratur (290). Allgemeines (299). Primärer Schultergürtel (Scapula, Coracoid) (300). Sekundärer Schultergürtel (Clavicula s. Furcula) (306) Primäres Brustbein (Sternum mit Sternalrippen, Xiphosternum) (309). Sekundäres Brustbein (316), Parasternalia (317). Humerus und seine Gelenke (318).

§ 18. **Nerven für die Schultermuskeln** 325
Benutztes Material und Litteratur (325). R. accessorius externus n. vago-accessorii (329). Nn. spinales, Plexus brachialis (329).

Nn. thoracici superiores (Nn. rhomboides superficialis, rhomboides profundus + serratus profundus, serratus superficialis) 331

Nn. brachiales superiores (Nn. subcoracoscapularis, scapulo-humeralis, latissimus dorsi, axillaris, cutaneus brachii superior, brachialis longus superior s. radialis) 334

Nn. brachiales inferiores und N. thoracicus inferior (Nn. supracoracoideus, sterno-coracoideus, coraco-brachialis posterior, pectoralis, coraco-brachialis anterior, cutaneus brachii et antebrachii inferior, brachialis longus inferior 340

§ 19. **Muskeln der Schulter und des Oberarmes** . . . 347
Benutztes Material und Litteratur (347). Allgemeine Uebersicht (355).

1. Cucullaris s. Trapezius und Sterno-cleido-mastoideus 361
2. Rhomboides superficialis 372
3. Rhomboides profundus 380
4. Serratus superficialis [Allgemeines (386). Pars anterior (387), P. posterior (392), P. metapatagialis (398)] 385
5. Serratus profundus 404
6. Sterno-coracoideus (superficialis et profundus) . . 410
7. Pectoralis [Allgemeines (417). Pect. thoracicus (418), P. propatagialis (429), P. abdominalis (434)] . . . 417

Digitized by Google

Seite

8. Supracoracoideus 441
9. Coraco-brachialis externus s. anterior 452
10. Coraco-brachialis internus s. posterior 459
11. Biceps [Allgemeines (466). Biceps brachii (466), B. propatagialis (473)] 466
12. Brachialis inferior 478
13. Latissimus dorsi inkl. Teres major [Allgemeines (480). Lat. d. anterior inkl. Teres major (481), Lat. d. posterior (487), Lat. d. metapatagialis und dorsocutaneus (496)] 480
14. Deltoides [Allgemeines (504). Delt. propatagialis longus und brevis (505), Propatagialis longus und brevis (512), Delt. major (525), Delt. minor (535)] . 504
15. Scapulo-humerales [Allgemeines (544). Scap.-hum. anterior (544), Scap. hum. posterior (549)] 544
16. Subcoracoscapularis 554
17. Anconaeus [Allgemeines (563). Caput scapulare (563), Cap. coracoideum nebst Expansor secundariorum (571), Cap. humerale (577)] 563

Zusammenstellung der Aberrationen der Schultermuskeln der Vögel 583

Nachtrag 586

§ **20. Genealogische und systematische Bemerkungen** . 587

Einleitung (587), mein Versuch eines natürlichen Vogelsystemes von 1888 (588), Litteratur seit 1888 (594).

I. Hauptabteilungen 604

Zahl derselben (604). 1. Saururae (Archaeornithes) und Ornithurae (Neornithes) (606). 2. Diskussion der Odontornithes und Euornithes (607). 3. Diskussion der Ratitae und Carinatae (609). 4. Andere aufgestellte Hauptabteilungen (Eurhipidurae, Stereornithes, Impennes s. Eupodornithes, Homalogonatae und Anomalogonatae) (615).

II. Abteilungen mittleren Ranges (Ordines s. str., Subordines, Gentes s. Superfamiliae, Familiae) 619

Struthiornithes (Struthiones) (621). — Rheornithes (Rheae) (622). — [Casuariiformes, Aepyornithiformes, Apterygiformes, Ichthyornithiformes] (623—629). — Palamedeiformes (Palamedeae) (629). Anseriformes (Anseres, Gastornithes) (630). Podicipediformes (Hesperornithes, Enaliornithes, Colymbi s. Podicipedes) (632). Ciconiiformes (Phoenicopteri, Pelargo-Herodii, Accipitres, Steganopodes) (637). Procellariiformes (Procellariae s. Tubinares) (644). Aptenodytiformes (Aptenodytes s. Impennes) (646). Uebersicht über die Pelargornithes (649). — Ichthyornithiformes (650). — Charadriiformes (Laro-Limicolae,

Digitized by Google

Seite

Parrae) (650). Otides (653). Gruiformes (Grues, Eurypygae) (656). Ralliformes (Fulicariae, Hemipodii) (664). Uebersicht über die Kolobathrornithes (669). — Hippalectryornithes (Casuarii) (669). Aepyornithiformes (Aepyornithes) (699). Apterygiformes (Dinornithes, Apteryges) (670). Crypturiformes (Crypturi) (670). Galliformes (Galli, Opisthocomi) (672). Uebersicht über die Alectorornithes (677). — Columbiformes (Pterocletes, Columbae) (677). — Psittaciformes (Psittaci) (681). — Coccygiformes (Coccyges) (684). Coraciiformes (Coraciae, Caprimulgi, Striges, Todi, Meropes, Bucerotes s. Upupae, Halcyones s. Alcedines) (686). Trogones (699). Pico-Passeriformes (Colii, Macrochires s. Cypseli, Pico-Passeres [Passeres nebst Exkursion über die am höchsten stehenden Vögel, Pici], Buccones s. Galbulae) (700). Uebersicht über die Coracornithes (724).

Paläopterygiale und neopterygiale Gruppe . . . 725

III. Ueber die Stellung der Vögel zu den anderen Wirbeltieren 726

Diphyletische Hypothese (727). Monophyletische Hypothese (728). Dinosaurier (728). Patagiosaurier (730). Crocodilier (731). Chelonier, Anomodontier Plesiosaurier, Ichthyosaurier (731). Rhynchocephalier (732). Lacertilier (732). Selbständiger Ursprung der Proaves vom Stamme der Prosauropsida (733). Entwickelung der Proaves zu warmblütigen Vögeln (734).

Nachtrag zur Litteratur 736

Tafel-Erklärung 736a

Inhalts-Uebersicht 736o

Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris Allman.

Von

Richard Pauly.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Hierzu Tafel XXIII—XXVI.

I. Biologisches.

Der feinere Bau der Cordylophora lacustris dürfte schon deshalb besonderes Interesse beanspruchen, weil an diesem zur Ordnung der Tubulariden gehörigen Polypen die ersten für die Kenntnis der Organisation und der Entwickelung der Hydroidengruppe grundlegenden Untersuchungen vorgenommen wurden.

Schon im Jahre 1816 hat der schwedische Naturforscher Agardh (1) einen von ihm bei Stockholm gefundenen Hydroidpolypen unter dem Namen Tubularia cornea beschrieben, welchen Schulze, gestützt auf die Angaben über den Fundort und zwei das Chitinskelett darstellende Abbildungen, mit Cordylophora für identisch hält. Die ersten genaueren Untersuchungen stammen indessen von dem Engländer Allman (2) aus dem Jahre 1843 und wurden von ihm 10 Jahre später in seiner bekannten Monographie niedergelegt. Dieser Autor ist der eigentliche Begründer der Gattung Cordylophora geworden. Es folgten sodann Mitteilungen von Th. Hincks (3), Lindstroem (4), Van Beneden (5), Kirchenpaur (6) u. a.; indessen hatten diese Arbeiten weniger auf die Histologie als auf das Vorkommen und die Lebensweise des Tieres Bezug. Erst eine im Jahre 1871 von Franz Eilhard Schulze (7) herausgegebene Monographie „Ueber den Bau und die Entwickelung von Cordylophora lacustris (Allman)“ behandelte auch die histologischen Verhältnisse erschöpfend. In Berücksichtigung der Thatsache, daß diese Untersuchungen bereits vor nahezu 30 Jahren entstanden, und in der Erwägung, daß die heutige, weit vorgeschrittene mikroskopische Technik voraussichtlich genauere Resultate liefern würde, gab mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. Seeliger, mir die Anregung zur vorliegenden Arbeit.

Digitized by Google

Bevor ich mich zur Darstellung des histologischen Baues wende, dürfte es zweckmäßig sein, auf die geographische und topographische Verbreitung, sowie auf die Stockbildung und die Wachstumsverhältnisse des Tieres etwas näher einzugehen.

Unser Polyp war ursprünglich ein echter Brackwasserbewohner und kam dementsprechend früher immer nur an der Grenze von Süß- und Salzwasser vor, in Flußmündungen und Meerbusen. So sah AGARDH (1), wie schon erwähnt wurde, bereits 1816 seinen als Tubularia cornea beschriebenen Polypen bei Lidingö-bron, einer Brücke am Busen von Stockholm, ALLMAN (2) fand die Cordylophora im Grand-Canal bei Dublin, VAN BENEDEN (5) in einem Kanal bei Ostende, KIRCHENPAUR (6) in der Elbmündung, SEMPER (5, p. 124) in der Schlei bei Schleswig, andere Beobachter trafen den Polypen in der Themse bei London, SCHULZE (7, p. 44 und 45) fand ihn in der Trave bei Lübeck und in Warnemünde im sogen. Strom, einem ziemlich engen Kanal, der die Warnow mit der See verbindet. Nach einer Mitteilung von SELIGO-Königsberg (8) bewohnt Cordylophora in ungeheuren Mengen den östlichen Teil des Frischen Haffes und überzieht daselbst die Binsen der Ufergegend, alte Hölzer und Aeste, welche, teilweise in den Haffschlamm eingegraben, nicht von dem Wellengang hin- und hergetrieben werden, ferner Muscheln (Dreissena polymorpha), kleine Steine u. dgl. in Büscheln und dichten Rasen, von den dortigen Fischern „Prickmoos“ genannt. SELIGO behauptet, daß der Polyp mindestens an einen Salzgehalt von 0,1 Proz., wie er ihn an der Grenze des Vorkommens der Cordylophora im Frischen Haff berechnet hat, gebunden sei, während die obere Grenze nach seiner Meinung etwas unter 0,7 Proz. liegt, dem durchschnittlichen Salzgehalt der Ostsee an der ostpreußischen Küste. Die Ansicht SELIGO's, daß der Polyp im reinen Süßwasser nicht existieren könne, vermag ich nicht für zutreffend zu halten; es wird sich auch im vorliegenden Falle um ein allmähliches Vordringen des Tieres ins Süßwasser handeln, und vielleicht findet sich jetzt schon der Polyp auch in denjenigen Teilen des Haffes, die keinen Salzgehalt mehr haben. Diese Vermutung erscheint gerechtfertigt durch die Thatsache, daß seit etwa 2 Jahrzehnten ein Einwandern der Cordylophora ins Süßwasser verschiedentlich zuverlässig beobachtet, und daß der Polyp selbst weit von der Meeresküste, im Binnenlande, angetroffen wurde.

Ich folge bei der Aufzählung der Süßwasserfundstellen den Angaben WELTNER's (9), der die in der Litteratur zerstreuten

Mitteilungen über das Vorkommen der Cordylophora zusammengestellt hat. Danach kämen als Binnengewässer in Betracht: die Seine bei Paris, wo der Polyp 1884, und die Gewässer der Rüdersdorfer Kalkberge bei Berlin, wo er von Riehm in der Zeit von 1878—1880 beobachtet wurde. Ferner fand Krause ihn im Müggelsee bei Berlin, Riehm in der Saale bei Halle und Weltner bei Fürstenberg in Mecklenburg-Strelitz im sogen. Iserdyk, einem Havelarm, der in den Schwedtsee mündet. Nicht unerwähnt lassen möchte ich hier 2 Fundstellen, welche zwar nicht süßes, sondern brackiges Wasser enthalten, nämlich das Kaspische Meer bei Krasnawodk und die beiden sogen. salzigen Seen bei Halle a. d. Saale, aus deren einem der Polyp jedoch seit 1888 wieder verschwunden sein soll. Außer in den genannten Binnengewässern findet sich Cordylophora noch in verschiedenen Flußläufen, an Stellen, welche zwar mit dem Meere in Verbindung stehen, aber wegen ihrer weiten Entfernung von der See nicht mehr von der Flut oder der einlaufenden Strömung erreicht und daher nicht versalzt werden. Weltner führt hier den Dnjestr an, wo der Polyp auf Anodonta beobachtet wurde; ferner wären hier zu nennen die Cisterne und die Docks bei London, der Kanal bei Ostende und das Fairmont-Reservoir bei Philadelphia. An dieser Stelle dürfte auch das Vorkommen von Cordylophora in der Hamburger und Rotterdamer Wasserleitung Erwähnung finden. Zum Schluß nenne ich die Warnow bei Rostock und möchte die hier in Betracht kommenden Verhältnisse etwas näher besprechen, weil ich an dieser Stelle den weitaus größten Teil des von mir untersuchten Materials gefunden habe; bei der Sammlung desselben unterstützte mich Herr Professor Dr. Will, mit den örtlichen Verhältnissen vertraut, in liebenswürdiger Weise, wofür ich an dieser Stelle nicht verfehlen möchte, ihm meinen besten Dank abzustatten. Dann aber verdient das Vorkommen der Cordylophora in der Warnow unser besonderes Interesse, weil hier die allmähliche Einwanderung aus dem Brackwasser in rein süßes Wasser durch Will (10) eingehend verfolgt worden ist. Derselbe hat diese Verhältnisse nebst einigen Begleiterscheinungen in ausführlicher Weise in einem in der Naturforschenden Gesellschaft zu Rostock im Jahre 1891 gehaltenen Vortrage geschildert; da jedoch über letzteren nur ein knappes Referat vorliegt, so gebe ich hier die bezüglichen Beobachtungen etwas eingehender wieder, mich dabei auf das erwähnte Referat und persönliche Mitteilungen Will's stützend. Während Schulze in seiner Monographie be-

Digitized by Google

tont, daß Cordylophora nur in dem sogen. Strom, dem schon erwähnten engen Durchstich, der die Warnow mit der See verbindet, und zwar nur an der Westseite desselben vorkomme, konnte Will vom Jahre 1883 an den Polypen stets auf beiden Seiten und zwar in gleicher Menge konstatieren. Schulze sucht den befremdenden Umstand, daß die Tiere nur auf die westliche Seite beschränkt schienen, dadurch zu erklären, daß an dieser Seite der Hafenort Warnemünde liegt und deshalb „eine Menge Nahrungsmaterial direkt in den Strom gelangt". Diese Begründung erschien von vornherein wenig annehmbar, weil ja Cordylophora sich nicht von Abfallstoffen, sondern von lebenden kleinen Tieren, Crustaceen, Würmern, Insekten etc. nährt. Es ist wohl lediglich als ein Zufall zu betrachten, daß damals am Ostufer keine Polypen gefunden wurden. Bereits im August desselben Jahres 1883, in welchem Will's Beobachtungen beginnen, konnte Cordylophora, wenn auch zunächst nur in wenigen Stöcken, in dem fast süßen Wasser der Unter-Warnow, 2 deutsche Meilen von Warnemünde entfernt und gerade der Stadt Rostock gegenüber, bei Gehlsdorf und an der Fähre nachgewiesen werden. Aber bereits in den folgenden Jahren trat sie hier von Jahr zu Jahr immer reichlicher auf, namentlich an letztgenanntem Fundorte Pfähle und Wrackstücke mit einem förmlichen Rasen überziehend; sie kommt hier in einer reinen Süßwasserfauna vor, besonders häufig in der Gesellschaft von Krustern, von Spongilla und Alcyonella und zwar in einem geradezu erstaunlichen Reichtum an Individuen. Diese Erscheinung ist einmal auf die ungemein üppige Mikrofauna an den genannten Stellen zurückzuführen, in erster Linie indessen auf die Thatsache, daß die Cordylophora bei ihrem Eindringen ins Süßwasser ihrer erbitterten Feindin, der Aeolis exigua, entronnen ist, einer kleinen, zu den Opisthobranchiaten gehörigen Nacktschnecke, welche die im Brackwasser bei Warnemünde lebenden Stöcke im Spätsommer massenhaft überfällt und die Hydranthen und Gonophoren so systematisch abweidet, daß fast nur die kahlen Stiele übrig bleiben; ihr von dem chitinösen Periderm geschütztes Cönosark läßt im Frühjahr wieder neue Hydranthen hervorsprossen, während die Gonophorenbildung erst im Juni beginnt und sich bis zum Oktober erstreckt.

Jedenfalls hat sich bei dem Vordringen ins Süßwasser, das vermutlich nicht nur auf passivem Wege durch Fahrzeuge, treibendes Pflanzenwerk etc. erfolgte, sondern wahrscheinlich auch durch die freischwimmenden, als Plankton treibenden und einer

Digitized by Google

selbständigen Lokomotion fähigen Planulae vermittelt wurde, die Cordylophora den veränderten Existenzbedingungen vollkommen angepaßt. Aeolis konnte dagegen den verminderten Salzgehalt nicht ertragen und ging zu Grunde. So wird die Cordylophora von ihrer Feindin im Süßwasser nicht mehr behelligt und findet sich in vollster Vegetation, während zur nämlichen Zeit die Brackwasserstöcke durch den Verlust ihrer Hydranthen und Gonophoren in ihrer Fortentwickelung bereits gehemmt sind. Wäre nun, wie manche Autoren meinen, ein geringer, wenngleich vorübergehender, Salzgehalt für ein dauerndes Gedeihen der Cordylophora unerläßlich, so würde diese Bedingung ja in der Unter-Warnow erfüllt sein, denn obwohl wir hier, wenn wir von der bei der Rostocker Fähre reichlich vorkommenden Mysis vulgaris absehen, eine typische Süßwasserfauna finden, so kommt es doch bei anhaltenden nördlichen Winden vor, daß trotz der beträchtlichen Entfernung von ca. 15 km Seewasser bis nach Rostock vordringt und Aurelia und andere Formen des Ostseeplanktons mit sich führt. Anders jedoch liegen die Verhältnisse in der Ober-Warnow, die 1—1,5 m höher im Niveau liegt als der untere Flußlauf und von diesem durch eine Schleuse getrennt ist. Nur unter ganz besonderen Umständen, bei Sturmfluten, liegt die Möglichkeit vor, daß das Wasser der Ober-Warnow versalzt wird; ein solches elementares Ereignis ist aber seit Beginn der Beobachtungszeit im Jahre 1883 bis jetzt nicht eingetreten. Das Wasser der Ober-Warnow, das übrigens auch der Stadt Rostock das Trinkwasser liefert, kann also in einwandfreier Weise als reines Süßwasser gelten. Auch in dieses Flußgebiet hat der Polyp den Weg gefunden und wird daselbst jetzt ebenfalls in großer Menge angetroffen. Uebrigens liefert, wie Will hervorhebt, das Vorkommen der Cordylophora in der Ober-Warnow einen interessanten Hinweis darauf, daß die Einwanderung vorwiegend auf passivem Wege erfolgt ist und mit dem Schleusenbau in Zusammenhang steht: vorher war ein Schiffsverkehr, abgesehen davon, daß gelegentlich kleinere Boote über den trennenden Damm getragen wurden, zwischen der Ober- und Unter-Warnow überhaupt nicht möglich, und dementsprechend fehlte auch unser Polyp in dem oberen Flußlauf; nur einmal, im Jahre 1885, wurde er daselbst von Will beobachtet, indessen handelte es sich nur um ein einziges Stöckchen an der Unterseite eines Nymphaeablattes. Sobald aber nach Fertigstellung der Schleuse im Jahre 1886 der Schiffsverkehr zwischen beiden Gebieten ermöglicht war, erfolgte alsbald ein massenhaftes Auftreten

Digitized by Google

der Cordylophora in der Ober-Warnow; seitdem hat ihre Ausbreitung von Jahr zu Jahr zugenommen. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß Cordylophora auch in rein süßem Wasser dauernd ihr Fortkommen findet und regelmäßig zur geschlechtlichen Fortpflanzung gelangt.

Wenn ich nun dazu übergehe, die Verhältnisse zu schildern, unter denen ich selbst die Cordylophora in der Umgegend Rostocks antraf, so kommt als erster Fundort Warnemünde in Betracht. Hier sah ich bereits Mitte August 1899, als ich meine Untersuchungen begann, die Stöcke fast durchweg ihrer Hydranthen beraubt; nur einmal fand ich am Ostufer des „Stroms" sehr schöne Cordylophorastämmchen; sie saßen ca. $1^1/_2 - 2$ m tief unter der Wasseroberfläche auf den Miesmuscheln, welche die dort parallel zur Steinböschung des Ufers stehenden Pfähle massenhaft bedecken. Die Hydranthen fielen mir durch ihre schlanke Gestalt, die Länge der Tentakel, sowie durch ihre glänzend-weiße Farbe auf, während die von mir in der Warnow bei Rostock gesammelten Exemplare im allgemeinen eine gedrungenere Körperform, verhältnismäßig kürzere Tentakel und einen mehr gelblichen Farbenton zeigten. Im Gegensatz zu dieser recht spärlichen Ausbeute an brauchbarem Material in dem brackigen Wasser an der Warnowmündung traf ich stromaufwärts bei Schmarl und bei Rostock, gegenüber der Irrenanstalt Gehlsheim, besonders aber in der Nähe der Werft Polypen in geradezu erstaunlicher Menge. Sie saßen vorzugsweise an Wasserpflanzen (Potamogeton, Chara, Nymphaea), deren oft über 1 m lange Stengel sich nahe der Wasseroberfläche hinstreckten und mit dichten Büscheln von Cordylophorastöcken so massenhaft umstellt waren, daß von ihnen und den daran sitzenden Blättern oft kaum noch etwas zu sehen war; gelegentlich waren die Kolonien mit Süßwasserbryozoen vergesellschaftet. Auch an den alten, in der Warnow stehenden Pfählen fanden sich, wenn auch nicht so zahlreich, Cordylophorastämmchen, meist auf Mytilus und Dreissena. Endlich sammelte ich noch Polypen, welche der hölzernen Umkleidung der Frisch'schen Badeanstalt in Rostock ebenfalls in äußerst zahlreichen Kolonien aufsaßen. Dieser Abschnitt der Warnow führt völlig reines Süßwasser, das wegen bedeutenden Niveau-Unterschiedes gelegentlicher Versalzung nicht mehr unterliegen kann; gleichwohl kommt Cordylophora an dieser Stelle, wie Will angiebt, bereits über ein Jahrzehnt vor. Uebrigens fielen alle diese Stöcke, welche nicht auf Wasserpflanzen wuchsen, sofort dadurch auf, daß die

Digitized by Google

Hauptstämme nur an den äußersten freien Enden von hellbräunlicher Farbe und jener eigenartig durchscheinenden Beschaffenheit waren, während sie nach unten, nach der Anheftungsstelle zu in ihrer ganzen Ausdehnung eine dunkelbraune bis schwärzliche, offenbar auf stärkerer Chitinisierung beruhende Farbe zeigten; auch fehlten hier durchweg Seitenäste, die Verzweigung beschränkte sich vielmehr lediglich auf die äußeren, jüngeren Partien, wodurch sich diese Stöcke von den auf Pflanzen haftenden Kolonien, ganz abgesehen von der Größendifferenz, sofort sehr auffällig unterschieden. Diese Abweichungen werden wesentlich darin ihren Grund haben, daß die auf Balken und Muscheln befestigten Stöcke älter sind, weil sie aus den überwinternden Hydrorhizen und Hydrocaulen hervorknospen können, während die dicht unter der Wasseroberfläche hinziehenden Pflanzenstengel samt den daran sitzenden Polypenkolonien in der Regel durch Einfrieren zu Grunde gehen dürften. Die auf Pflanzen gefundenen Individuen müssen also notwendig jüngeren Ursprunges sein.

An dieser Stelle möchte ich noch die Beobachtungen einfügen, welche Wesenberg-Lund (18) über das Vorkommen von Cordylophora lacustris in den dänischen Süßwassern gemacht und in einer Abhandlung, welche mir der Herr Verfasser nach Beendigung der vorliegenden Arbeit übersandte, niedergelegt hat. Wesenberg hat Cordylophora lacustris in sehr bedeutenden Mengen in West- und Ost-Stadilfjord, sowie in Ringkjöbingfjord gefunden. Diese Wasserbecken standen früher mit dem Meere in unmittelbarem Zusammenhang. Die bedeutenden Entwässerungen, die seit etwa 25 Jahren in der dortigen Gegend vorgenommen wurden, haben jedoch zur Folge gehabt, daß West-Stadilfjord ganz vom Meere getrennt wurde und infolge allmählich stattgehabter Absalzung jetzt ein See mit völlig süßem Wasser ist, während Ost-Stadilfjord und Ringkjöbingfjord nur durch einen unbedeutenden Bach zeitweise mit der See in Verbindung treten. Hierdurch wurde eine allmähliche Veränderung im Gepräge der dortigen Fauna und Flora bedingt. Als West-Stadilfjord vom Meere abgesperrt wurde, starben alle marinen Formen aus, nur Cordylophora lacustris acclimatisierte sich im Süßwasser. Wesenberg beobachtete die Stöcke ebenfalls sowohl auf Wasserpflanzen, wie Scirpus, Juncus, Potamogeton, dicht unter dem Wasserspiegel, wie auch in größerer Tiefe an eingerammten Pfählen, und fand da fast die nämlichen Unterschiede, welche ich soeben beschrieben habe. Ueber seine diesbezüglichen Wahrnehmungen giebt der Verfasser

Digitized by Google

folgendes an: „Bei der Untersuchung von Ost-Stadilfjord und Ringkjöbingfjord fand ich Cordylophora an diesen Lokalitäten in sehr großen Mengen; sie bekleideten an letzterem Orte die dünnen, schlanken Potamogetonstengel in solchen Massen, daß sie, als sie im Wasser schwammen, an Ankertaue von über 2 Zoll im Durchmesser erinnerten." „West-Stadilfjord ist an keiner Stelle mehr wie 2 Ellen tief, und an den allermeisten Stellen ist die Tiefe viel geringer. Der Fischer erzählte mir, daß das Eis eine Dicke von einer Elle haben könne, und daß also die nicht gefrorene Wassermasse in der strengsten Winterzeit nur verhältnismäßig gering sei. Ich fand nun Cordylophora fast dicht unter dem Wasserspiegel, also an Stellen, wo sie notwendig von der Eisdecke eingeschlossen werden mußte. Dadurch, daß ich Pfähle, die auf den tiefsten Stellen des Fjordes eingerammt waren, untersuchte und mit dem Schrabeisen das aufnahm, was an ihrem niedrigsten Teile saß, gelang es mir, hier Cordylophoren von einem ganz anderen Aussehen wie die Exemplare, die im Wasserspiegel wuchsen, aufzunehmen. Während ich nämlich hier nur solche gefunden hatte, deren schwimmende Zweige nicht mehr wie $1^1/_2$ Zoll lang waren, traf ich an den Pfählen Zweige von über 5 Zoll Länge, und diese zeigten gleich ein charakteristisches Aussehen. Wenn man einen einzelnen Zweig betrachtete, war er nämlich in einer gewissen Ausdehnung kohlschwarz, stark chitinisiert, und dies ging dann plötzlich in einen wasserklaren, hyalinen Teil über, der allein die Polypentiere trug; oft sah ich Zweige, die mehrere aufeinander folgende Teile von immer dunkler werdender Farbe zeigten, je weiter man zum Anheftungspunkte hinabkam, und zwischen diesen Teilen wurden schwache Anschwellungen gefunden. Wenn man eine größere Kolonie vor sich hatte und diese am Anheftungspunkte dunkleren Zweigteile plötzlich in die zahlreichen, dicht mit Polypentieren besetzten hyalinen Schößlinge übergehen sah, bekam man ganz den Eindruck, daß es alte Stämme waren, die neue, junge Schößlinge gesetzt hatten."

Die übereinstimmenden langjährigen Beobachtungen an verschiedenen Oertlichkeiten lassen die Existenzfähigkeit der Cordylophora im Süßwasser nicht mehr zweifelhaft erscheinen.

Anders verhält es sich natürlich mit der Frage, ob die veränderten Lebensbedingungen im Süßwasser ohne jeden Einfluß auf die Organisation unseres Tieres geblieben sind. Wenn Zernecke (11) sagt: „Die von Will im Jahre 1885 und von mir im Jahre 1894 in der Ober-Warnow bei Rostock gefundenen Cordylophora-

Digitized by Google

stöcke zeigen noch dieselbe Ausbildung und Verästelung der Kolonie, wie die im Brackwasser bei Warnemünde lebenden; ebensowenig ist hier eine Rückbildung der Gonophoren zu erkennen", so leuchtet mir zwar ein, daß Veränderungen im Habitus der Einzeltiere und der Gesamtkolonie, wie ich sie weiter unten ausführlicher besprechen werde, erst nach und nach unter dem Einfluß des Süßwassers und der veränderten Lebensbedingungen zustande kommen und daher im Beginn der Einwanderung noch nicht wahrgenommen werden konnten; für sehr unwahrscheinlich aber halte ich es, daß diese Erscheinungen auch im Jahre 1894 noch nicht vorhanden gewesen sein sollen. Der Grund für den abweichenden Befund Zernecke's liegt wohl darin, daß seine Beobachtungen, wie Herr Professor Will mir persönlich mitteilt, nur gelegentlicher Natur gewesen sind. Jedenfalls haben meine genauen Untersuchungen an derselben Oertlichkeit und an einem ungemein reichen Material zu entgegengesetzten Ergebnissen geführt.

Hinsichtlich der Lebensweise habe ich schon kurz angedeutet, daß Cordylophora sich von lebenden, kleinen Organismen nährt. Häufig habe ich bei der Konservierung des Materiales mit der Nahrungsaufnahme beschäftigte oder in der Verdauung begriffene Polypen zu beobachten Gelegenheit gehabt.

In Fig. 5 und 6, Taf. XXIII, habe ich 2 Hydranthen wiedergegeben, deren einer eine Mückenlarve bereits im Innern seines Gastralraumes beherbergt, während der andere eine solche erst teilweise verschluckt hat. Das frei herausragende Ende des erbeuteten Tieres fällt durch seine eigentümliche Starrheit auf, die wohl auf den lähmenden Einfluß des Sekretes der Nesselkapseln zurückzuführen sein dürfte. Die Hydranthen zeichnen sich neben einer beträchtlichen bauchigen Erweiterung durch eine erhebliche Verkürzung der Tentakel aus, eine Erscheinung, die sich bei allen von mir während der Nahrungsaufnahme und der Verdauung beobachteten Hydranthen bemerkbar machte. Es ist erstaunlich, wie große und verhältnismäßig widerstandsfähige, durch Chitinskelette geschützte Tiere der Polyp zu bewältigen vermag, jedenfalls leisten ihm hierbei seine muskulösen, mit zahlreichen Nesselkapseln ausgerüsteten Tentakel in Verbindung mit der später zu erörternden histologischen Beschaffenheit der Leibeswand die wesentlichsten Dienste. Berücksichtigt man die Gefräßigkeit der Polypen und ihr stellenweise massenhaftes Auftreten, so wird man zugeben müssen, daß unter Umständen Cordylophora eine nicht zu unterschätzende Nahrungskonkurrentin der Fische ist.

Digitized by Google

II. Bau des Cormus.

Ich gehe nun dazu über, die Stockbildung und die Wachstumsverhältnisse des Polypen zu beschreiben.

An allen Cordylophorastöcken sind durchweg zwei Teile zu unterscheiden: der Weichkörper oder das Cönosark und das chitinöse Periderm; letzteres ist eine hornartige, organische Substanz, welche den Weichkörper schützend umkleidet, ihm die nötige Festigkeit giebt und ihn befähigt, aufrecht im Wasser zu stehen. Nach oben zu verjüngt sich das Periderm allmählich und setzt sich als dünne, zarte Lamelle noch auf den Hydranthen fort, etwa bis zur Ansatzstelle der untersten Tentakel. Diese dem Polypenkörper überall sich anschmiegende feine Membran wird von SCHULZE (7) als „Kelch" bezeichnet, ist aber, wie dieser Autor hervorhebt, nicht identisch mit der bei gewissen Hydroiden vorkommenden kelchartigen Erweiterung, welche als Hydrotheca bezeichnet wird. Der Weichkörper im Bereich des Stieles liegt dem Periderm nicht unmittelbar an, sondern ist nach SCHULZE (7) durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum von ihm getrennt; nur von Zeit zu Zeit tritt das Cönosark mit flachen, zipfelförmigen Fortsätzen dicht an das Periderm heran (cf. Fig. 1). Sämtliche Zweige einer Kolonie werden in ununterbrochenem Zusammenhange von dem Weichkörper durchzogen, so daß die von einem Hydranthen aufgenommene und im Gastralraum verdaute Nahrung, indem sie in das Lumen des Weichkörpers eintritt, der ganzen Kolonie zu gute kommt.

Um nun von dem äußeren Habitus und den architektonischen Verhältnissen von Cordylophora eine anschauliche Vorstellung zu geben, erscheint es mir zweckmäßig, die Stockbildung unter Berücksichtigung der dafür maßgebenden Wachstumsgesetze von Beginn an zu verfolgen.

Der Cordylophorastock erreicht eine durchschnittliche Höhe von 3—8 cm und zeigt, wie alle Hydroiden, den Gegensatz von Hauptstamm und Seitenästen; ersterer bildet sich nach dem racemösen Typus, welcher, wie DRIESCH (12 und 13) hervorhebt, für die Tubulariden allgemein giltig ist. Das Wesentliche dieses Typus besteht darin, daß der erste aus dem Ei entstandene Polyp, indem er allmählich emporwächst, mit seinem Stiel den Hauptstamm darstellt, dessen Spitze stets durch diesen ersten Hauptpolypen bezeichnet wird, während alle seitlich hervorknospenden

Digitized by Google

Tochterpolypen an der Bildung der Achse unbeteiligt bleiben. Bei anderen Hydroiden setzt sich dagegen der Hauptstamm aus den Stielen verschiedener Einzelpolypen zusammen, indem nicht der erste als Hauptstamm emporwächst, sondern beispielsweise an seiner linken Seite ein zweiter Polyp unterhalb des ersten Hydranthen sproßt, während an der rechten Seite des zweiten sich ein dritter bildet, und so weiter abwechselnd auf der einen und der anderen Seite. Hierdurch entsteht eine Scheinachse. Diesen Typus bezeichnet Driesch (12) als den cymösen.

Nachdem der junge Cordylophorapolyp sich mit einem Pole an irgend einem Gegenstand befestigt hat, entstehen am entgegengesetzten Ende die Mundöffnung und darunter in deren Umkreise die Tentakel; gleichzeitig wächst der Stiel in die Länge und bildet sich so zum Hauptstamm aus, an dessen Spitze sich der Hydranth befindet. Jetzt sprossen von der Stelle, wo der Polyp dem Substrat aufsitzt, mehrere Ausläufer hervor, welche auf der Unterlage hinkriechen (cf. Fig. 3 u. 4), ihr überall fest anliegen und sich in später zu beschreibender Weise an ihr befestigen. Diese horizontal verlaufenden Aeste sind an der basalen Seite abgeplattet. Unter annähernd rechtem Winkel gehen davon in ungefähren Abständen von 3 mm sekundäre, ebenfalls horizontal verlaufende, den Fremdkörper überziehende Aeste ab, und fast unter den gleichen Bedingungen bilden sich noch Aeste dritter Ordnung etc.; so kann schließlich eine Kreuzung der einzelnen Aeste und dadurch ein Gitterwerk mit nahezu rhombischen Maschen zustande kommen; es ist aber zu beachten, daß die Ausläufer sich nur übereinander hinweglegen, gelegentlich auch wohl oberflächlich verwachsen, ohne jedoch eine wahre Anastomose durch Verschmelzung ihrer Lumina einzugehen; hiervon kann man sich schon mit schwachen Vergrößerungen überzeugen. Nachdem von diesem als Hydrorhiza bezeichneten Geflecht neue Polypen senkrecht emporgewachsen sind, beginnt erst die Verzweigung des Stammpolypen, und zwar leitet sich dieselbe nach Weismann (14) immer an einer ganz bestimmten, als Knospungszone bezeichneten Stelle ein. Weismann (14) sagt hierüber: „Soweit meine Erfahrung reicht, bilden sich unter normalen Verhältnissen Knospen, seien es solche von Hydranthen oder von Gonophoren, stets nur am Stiel eines Hydranthen und zwar dicht unterhalb des Halses, der verjüngten Stelle des Stieles, auf welcher das Hydranthenköpfchen aufsitzt. Bei ganz jungen Hydranthen folgt auf diesen Hals unmittelbar ein mehrfach quergeringelter Stiel, mittelst dessen

Digitized by Google

die Knospe dem Mutterpolypen aufsitzt. Wenn sich aber später der Stiel verlängert, so schiebt sich ein ungeringeltes Stück zwischen den geringelten Basalteil und den Hals ein, und dieses ist die Knospungszone."

„Hat ein Hydranth die erste Seitenknospe getrieben, so bildet sich bei weiterem Wachstum oberhalb derselben und zwar auf der anderen Seite seines Stieles bald wieder eine neue Knospungszone, von der nun wieder eine Knospe hervorsprossen kann etc."

Indem auf diese Weise Seitenhydranthen höherer Ordnungen gebildet werden, entsteht ein Verzweigungssystem von monopodialem Typus, d. h. ein Hauptstamm bildet die Achse des ganzen Systems, von welcher schwächere Aeste abgehen, die ihrerseits mit noch schwächeren besetzt sein können. Unter Seitenast versteht SCHULZE „jeden letzten Endzweig, welcher nur ein Polypoid und zwar an seiner Spitze trägt, und unter Seitenstamm jeden Zweig, welcher selbst wieder Seitenäste besitzt, sei es, daß er als Seitenstamm erster Ordnung direkt von einem Hauptstamm entspringt (Taf. XXIII, Fig. 3 bei *a*), oder als Seitenstamm zweiter resp. dritter Ordnung (Fig. 3 bei *b* und *c*) selbst Zweig eines Seitenstammes erster resp. zweiter Ordnung ist". Die SCHULZE'sche Bezeichnung Seitenast ist demnach identisch mit Seitenhydranth. Die Gesetzmäßigkeit in der Stockbildung beruht hauptsächlich auf dem festen Prinzip, daß die Gonophoren niemals direkt an Seiten- oder Hauptstämmen entstehen, sondern immer erst an einem von einem Endhydranthen hervorgebrachten Seitenhydranthen. In seltenen Fällen kann eine Ausnahme von dieser Regel dadurch vorgetäuscht werden, daß ein Seitenhydranth, der zuerst lediglich Gonophoren gebildet hatte, nachträglich nahe seinem Ende noch seitlich Hydranthenknospen erzeugt und dadurch zum Seitenstamm wird; dann sitzen zwar die Gonophoren scheinbar direkt an einem Seitenstamm, sind jedoch ursprünglich nicht an ihm entstanden. Sämtliche Aeste höherer Ordnung liegen mit dem Hauptstamm des Cordylophorastockes nahezu in der gleichen Ebene, die ich als Hauptebene bezeichne und die durch die beiden Pole der Hauptachse und einen beliebigen Punkt des zugehörigen Stolos bestimmt wird. Der Hauptstamm verläuft nicht vollkommen gerade, sondern weicht abwechselnd nach der einen und der anderen Seite etwas von der geraden Linie ab (cf. Fig. 3), ohne jedoch dabei aus der Hauptebene herauszutreten; dadurch entstehen schwache Knickungen, von deren Spitze die schräg nach oben gerichteten Seitenäste in ziemlich konstanten Entfernungen von

Digitized by Google

2—2,5 mm abgehen, dabei mit der Stammachse einen Winkel von etwa 45° bildend. Die Zahl der Seitenäste schwankt je nach der Höhe des Hauptstammes und kann 20 und mehr betragen.

An den freien Enden der einzelnen Zweige sitzen die durch ihren weiß-gelblichen Farbenton auffallenden Hydranthen oder Einzeltiere. Sie sind im allgemeinen von spindelförmiger Gestalt (Taf. XXIII, Fig. 1), vorn mit einer walzenförmigen Proboscis ausgerüstet, deren abgerundetes Ende von der Mundöffnung durchbohrt wird. Der Hydranthenkörper ist zwischen 0,8 und 2 mm lang, sein Dickendurchmesser ist natürlich abhängig von dem jeweiligen Kontraktions- und Verdauungszustande. Nach mehrfachen Messungen scheint er durchschnittlich $^1/_3$ des Längendurchmessers zu betragen. Die sogen. Haupthydranthen, d. h. die Endhydranthen der Haupt- und Seitenstämme, zeichnen sich gewöhnlich durch ansehnlichere Dimensionen vor den Seitenhydranthen aus. Dicht unterhalb der Proboscis bis etwa zur Mitte des Hydranthenkörpers hinab entspringen, unregelmäßig zerstreut stehend, die drehrunden, nach der Spitze zu sich verjüngenden Tentakel; sie sind äußerst beweglich und mit massenhaften Nesselkapseln ausgerüstet. Ihre Länge schwankt durchaus nach dem Kontraktionszustande und beträgt nach meinen Beobachtungen im Mittel etwa $^2/_3$ und mehr des Hydranthenkörpers. Auch die Zahl dieser Fangarme ist ganz inkonstant: man trifft bisweilen nur 10 und noch weniger, oft jedoch 20 und mehr, besonders häufig zählte ich 14 und 15, nächstdem 16 und 17 Tentakel.

An den Seitenhydranthen entstehen zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung die Gonophoren; sie sind medusoide Gebilde, welche der Aufnahme und Reifung der Geschlechtsprodukte dienen und stets als sessile Gemmen, sogen. Sporosaks, bei der Kolonie verbleiben. Im allgemeinen haben die Gonophoren die Gestalt eines Rotationsellipsoids (Fig. 1) und unterscheiden sich bei den beiden Geschlechtern, die in der Weise getrennt sind, daß eine und dieselbe Kolonie entweder nur männliche oder nur weibliche Knospen besitzt, nicht wesentlich in der Form. Im ausgebildeten Zustande zeigen die männlichen Gonophoren (Taf. XXIII, Fig. 1) eine mehr längliche Gestalt, während die weiblichen bauchig und am freien Ende mehr abgerundet erscheinen. Ihre an einem Seitenhydranthen beobachtete Zahl schwankt zwischen 1 und 5; an völlig entwickelten Seitenhydranthen beträgt sie häufig 3, seltener 4 und ausnahmsweise 5. Auch die Gonophoren sind schräg nach aufwärts gerichtet und bilden mit der Achse der Seitenhydranthen

Digitized by Google

einen Winkel von ungefähr 45°; sie treten ebenfalls nie aus der Hauptebene heraus und verhalten sich also in ihren Lagebeziehungen ebenso wie die Seitenhydranthen zum Hauptstamm. Die unterste Gemme sitzt, wie SCHULZE hervorhebt, stets an der dem Hauptstamme zugekehrten Seite.

Die eben geschilderten Verhältnisse beziehen sich lediglich auf die Brackwasserformen, und ich konnte bei meiner Untersuchung die Angaben SCHULZE's (7) fast in allen Punkten bestätigen; die im Süßwasser gefundenen Kolonien weichen indessen hinsichtlich der Größe, der Verzweigung und der Gonophorenbildung von den Warnemünder Stöcken nicht unerheblich ab. Alle auf Pflanzenteilen aufsitzenden Stöcke, welche ich beobachtet habe, zeigten höchstens eine Größe von 2,3 cm, die durchschnittliche Höhe lag zwischen 0,8 und 1,5 cm. Nur unter dem in der Frischschen Badeanstalt und gegenüber Gehlsheim gesammelten Material fanden sich Stöcke, deren Hauptstamm eine Höhe von 3—4,3 cm erreicht hatte. Diese Kolonien saßen indessen sämtlich nicht auf Pflanzen, sondern hafteten entweder direkt auf einer hölzernen Unterlage oder auf Muscheln, die an den alten im Rostocker Hafen stehenden Pfählen saßen. Abgesehen von dieser sofort auffallenden Größenabnahme, zeigten ausnahmslos alle Kolonien unverkennbar einen viel geringeren Reichtum der Verzweigung. Die Stöcke entsprachen in weitaus überwiegender Zahl den von SCHULZE (7) beschriebenen Stöcken mittlerer Größe (Taf. XXIII, Fig. 4). An einem Hauptstamme sitzen alternierend rechts und links Seitenhydranthen mit oder ohne Gonophoren; selten einmal sprossen an diesen Seitenhydranthen erster Ordnung noch solche zweiter Ordnung; Seitenstämme zweiter oder gar dritter Ordnung habe ich nie beobachtet.

An dieser Stelle möchte ich auch erwähnen, daß ich gelegentlich 2 aufeinander folgende Seitenhydranthen fand, welche vom Hauptstamme nach der gleichen Seite hin abtraten. Einmal sah ich auch an einem Stamme 2 Endhydranthen (Taf. XXIII, Fig. 2). Daß es sich in diesem Falle nicht um einen End- und einen Seitenhydranthen handelt, dürfte nicht sowohl aus dem Fehlen eines Gonophors als vielmehr daraus gefolgert werden, daß beide Hydranthen von der nämlichen Stelle hervorsprossen. Wäre *b* ein Seitenhydranth, so müßte er tiefer am Stiele von *a* entspringen; das zwischen der Basis von *a* und der Knospungsstelle von *b* liegende Stielstück müßte um so länger sein, als *b* bereits auf einem hohen Entwickelungsstadium angelangt ist.

Endlich läßt sich noch bei der Gonophorenbildung der Süßwasserformen ein Rückschritt insofern feststellen, als nur ausnahmsweise 3 Gonophoren, niemals aber mehr, an einem Seitenhydranthen entwickelt sind, öfter 2, in der Regel jedoch nur 1.

Die nämlichen Organisationsveränderungen sind von Riehm (15) und Weltner (9) an den in den Gewässern der Rüdersdorfer Kalkberge und in der Havel bei Fürstenberg gefundenen Kolonien gesehen worden. Die von Riehm (15) in der Saale bei Halle beobachteten Polypen zeigten noch eine weitere Verkümmerung, insofern als sie — von einem einzigen Stöckchen mit 5 unverzweigten Individuen abgesehen — nur als Einzeltiere lebten und auch nur halb so groß waren wie die sonst gefundenen Exemplare.

Daß im Brackwasser der Habitus der Einzeltiere und der Kolonie, besonders die Wachstumsenergie der Stöcke, günstiger beeinflußt wird als im Süßwasser, erscheint ja nur natürlich; denn es ist von vornherein wahrscheinlicher, daß ein Tier in seinem ihm ursprünglich zugewiesenen Elemente besser gedeiht, als wenn es, auf passivem Wege in andere Umgebung verschleppt, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen gezwungen wird. Die quantitative Vermehrung der Einzelindividuen im Süßwasser kann über diese Thatsachen nicht hinwegtäuschen, denn wenn nicht an der Warnowmündung die Polypen durch jene mehrfach erwähnte Schnecke in ihrer Vermehrung beeinträchtigt würden, so zweifle ich gar nicht, daß sie dort auch an Menge den Süßwasserformen mindestens gleichkämen.

III. Der histologische Bau der Cordylophora.

Wenn man sich den Stand der mikroskopischen Technik vor etwa 50 Jahren im Vergleich zu den modernen Hilfsmitteln und Untersuchungsmethoden vergegenwärtigt, wird man es begreifen, daß damals die Organisation des Hydroidenkörpers nur sehr unvollkommen erkannt war, und daß selbst über die zellige Beschaffenheit desselben Zweifel bestehen konnten. Allman (2) war der erste, welcher speciell für Cordylophora unter Berücksichtigung einiger anderer Hydroiden die Zusammensetzung des Körpers aus zwei Gewebslagen von zelligem Bau, Ektoderm und Entoderm, nachwies, auch hatte er dazwischen noch eine dritte Schicht erkannt, welche er, wie Schulze (7) sagt, „zwar als eine struktur-

Digitized by Google

lose Lamelle zeichnete, aber für eine Lage längsgerichteter Muskelfasern erklärte". Die übrigen Untersuchungen über die Zusammensetzung des Hydroidenkörpers wurden hauptsächlich an Hydra vorgenommen, wenn man von AGASSIZ (16) absieht, dessen Studien sich auf Coryne mirabilis beziehen. Die Ansichten der damaligen Forscher gehen indessen noch sehr erheblich auseinander. Ich werde in der folgenden histologischen Darstellung lediglich auf die Beschreibung, welche SCHULZE gegeben hat, zurückgreifen. Dieser Autor unterscheidet am Weichkörper der Cordylophora 4 Schichten, die von außen nach innen sich in folgender Ordnung konzentrisch umschließen: das Ektoderm, die Muskellage, die Stützlamelle, das Entoderm.

Bevor ich indessen die Besprechung meiner Untersuchungsergebnisse beginne, will ich vorausschicken, daß ich als Fixierungsflüssigkeit neben Formol, FLEMMING'scher und HERMANN'scher Lösung vorwiegend eine konzentrierte Lösung von Sublimat in Süßwasser oder Brackwasser mit einem Zusatz von 2 Proz. Eisessig benutzte. Wenngleich auch das mit FLEMMING's Gemisch konservierte und mit Saffranin gefärbte Material durchaus brauchbare Resulate lieferte, so habe ich mich für meine Untersuchungen doch fast ausschließlich der mit Sublimat behandelten und in toto mit Alaunkarmin gefärbten Objekte bedient, weil bei Anwendung dieser Methode nicht allein die histologischen Details am deutlichsten erhalten, sondern auch die Polypen in völlig ausgestrecktem Zustande geblieben waren. Auf Schnittserien von 5—7,5 μ Dicke erhielt ich Bilder von aller nur wünschenswerten Klarheit und Schärfe.

Ich gedenke zunächst den Bau des Hydranthen und im Anschluß daran die Tentakel, alsdann die Struktur des Stieles und der Hydrorhiza, endlich die histologischen Verhältnisse der Gonophoren zu besprechen.

1. Histologie des Hydranthen.

Auf Grund wesentlicher histologischer Unterschiede, vorzugsweise in der Beschaffenheit des inneren Keimblattes, dürfte es sich im Interesse einer leichteren Orientierung empfehlen, am Hydranthen im allgemeinen drei Regionen zu unterscheiden:

Zuerst eine obere Proboscisregion, die sich von der Mundöffnung bis etwas unterhalb des Rüsselgrundes erstreckt; alsdann folgt die mittlere Region, die ich, weil in ihrem Bereiche die

Arme vom Polypenkörper entspringen, die Tentakelregion nenne; sie wird nach unten zu durch eine Ebene abgegrenzt, die man sich durch die Ansatzstelle der untersten Tentakel senkrecht zur Längsachse des Hydranthen gelegt denkt. Von dieser Grenzebene bis zum Anfang des Stieles reicht die dritte Region, welche ich als Basalregion bezeichne. Am Ektoderm des Hydranthen unterscheidet Schulze (7, p. 17) zwei verschiedene Formelemente, eine oberflächliche Lage von „großen, körnigen Zellen mit hellem, kugelförmigem Kern und inliegendem, stark lichtbrechendem Kernkörperchen und kleine, unregelmäßig eckige oder rundliche Bildungen, welche aus einer körnigen Masse bestehen und zum Teil ebenfalls einen hellen, rundlichen Kern im Innern aufweisen, also ohne weiteres auch als Zellen angesprochen werden können". Diese letzteren liegen in rundlichen oder eckigen Nischen, die durch unregelmäßige, nach innen vorspringende Fortsätze der größeren Deckzellen gebildet werden; sie sind gewissermaßen zwischen diesen seitlichen Fortsätzen eingekeilt und bilden nur durch ihre aneinander stoßenden unteren Grenzflächen eine zusammenhängende Zellschicht. „Will man demnach hier von einem mehrschichtigen Epithel reden, so hat man doch festzuhalten, daß die an der Oberfläche liegenden Zellen die ganze Epithellage durchsetzen."

Die kleineren Zwischenzellen sind oft völlig von Nesselkapseln ausgefüllt, so daß das Protoplasma verdrängt und der Kern häufig nur sehr undeutlich als ein dunklerer, rundlicher oder ovaler Körper erhalten ist. Die Form der Ektodermzellen ist am Polypenkörper nach dem jeweiligen Kontraktionszustande des letzteren erheblichen Schwankungen unterworfen. Die Nesselkapseln enthaltenden Zellen sind im Köpfchen zahlreicher als im Ektoderm des Stieles vorhanden; in der Nähe des Rüsselgrundes nehmen sie an Menge ab, um am freien Ende des Rüssels schließlich ganz zu verschwinden.

Mit dieser Darstellung des äußeren Keimblattes stimmen meine Beobachtungen im wesentlichen überein. Das Ektoderm besteht im allgemeinen aus einer einzigen Lage kubischer, unregelmäßig polyedrischer Zellen, nur bisweilen wird die Einschichtigkeit des Epithels durch kleine, basal gelegene Zwischenzellen unterbrochen. Die Ektodermzellen enthalten ein körniges Protoplasma, welches bisweilen die ganze Zelle ausfüllt, meistens indessen einen vakuolären Hohlraum in der Weise umschließt, daß die Hauptmasse des Protoplasmas sich am oberen Ende der Zelle

anhäuft und dünne Stränge an den Seiten hinabziehen, während der basale Teil frei bleibt, so daß auf dem Durchschnitt die Zelle wie auf zwei Stäbchen befestigt erscheint. Diese eigenartigen Strukturverhältnisse dürften wohl wesentlich auf den Einfluß der Konservierungsflüssigkeit zurückzuführen sein.

Der Kern ist von runder oder ovaler Gestalt und von mittlerer Größe, er umschließt ein kleines, dunkler gefärbtes Kernkörperchen; neben diesem liegt ein inkonstantes Gebilde von rundlicher, ovaler oder bohnenförmiger Gestalt; es ist gewöhnlich kleiner als der Nucleolus und zeichnet sich immer durch seine stärkere Affinität zum Farbstoff aus; ich werde es mit Rücksicht auf diese Eigenschaft der Einfachheit wegen im folgenden immer nur das dunkler gefärbte Korn nennen. Seine Bedeutung blieb mir unsicher. SCHULZE sagt gelegentlich der Besprechung der Entodermzellen, daß er diese sehr häufig neben dem ausgebildeten Kernkörperchen liegenden, schon an mehreren Stellen beschriebenen, kleineren, ovalen Körperchen für sich neu bildende Nucleoli halte. Nicht immer jedoch ist dieses dunkler gefärbte Korn neben dem Nucleolus, sondern bisweilen auch innerhalb des letzteren gelegen, wie wir im folgenden sehen werden.

Die feinen, chromatischen Elemente finden sich in wechselnder Verteilung im Liningerüst des Kernes suspendiert (cf. Fig. 7, 8, 8a und 10—12).

Bezüglich der Nesselkapseln kann ich die Beobachtung SCHULZE's, daß diese Elemente in besonderen Bildungszellen entstehen, bestätigen; als solche sind die schon erwähnten, basal gelegenen Zwischenzellen anzusehen. Eine genaue Beschreibung dieser Verhältnisse werde ich bei der Besprechung des Tentakelektoderms folgen lassen, da dort das Hauptverbreitungsgebiet der Nesselkapseln sich vorfindet; hier möchte ich nur erwähnen, daß im Bereiche des Hydranthen Nesselkapseln viel zu spärlich vorkommen, als daß sie für die Formation des Epithels irgendwie maßgebend sein könnten; in der Basalregion und besonders in der Proboscisregion finden sie sich sehr vereinzelt, nur innerhalb der Tentakelregion sind sie zahlreicher anzutreffen.

Jede Ektodermzelle scheidet an ihrem Grunde etwa 5—10 in der Längsachse des Hydranthen verlaufende Muskelfibrillen aus; am zahlreichsten finden sich die Fibrillen im unteren Teile der Proboscis, niemals habe ich, auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen, gesehen, daß die Zellen mit den von ihnen aus-

geschiedenen Muskelfibrillen das Entoderm erreichten (Taf. XXIII, Fig. 8a).

Ganz spärliche Muskulatur findet sich auch noch im Anfangsteil des Stieles (Fig. 12). Diese gut ausgebildete Längsmuskulatur erklärt die energische Kontraktionsfähigkeit des Polypen in der Längsrichtung.

Da sich annehmen ließ, daß das Epithel bei der Nahrungsaufnahme des Polypen sich anders als im Ruhezustande verhalten würde, so machte ich Schnitte durch einen Hydranthen, welcher eine Mückenlarve in seinem Gastralraume beherbergte. Aus dem Uebersichtsbilde (Fig. 9, Taf. XXIV) ist ersichtlich, wie der verhältnismäßig dicke Fremdkörper den Hydranthen mächtig erweitert hat und fast die ganze Darmhöhle ausfüllt. Es ist klar, daß durch den auf diese Weise ausgeübten Druck beide Keimblätter außerordentlich gedehnt und abgeflacht werden. Dies tritt schon bei den etwa auf die Hälfte ihrer sonstigen Höhe reduzierten Entodermzellen in die Erscheinung, besonders eklatant aber am Ektoderm, welches so stark abgeflacht ist, daß es in diesem Zustande geradezu als ein Plattenepithel bezeichnet werden kann. Auch die Muskulatur ist so sehr in die Breite gezogen, daß sie nur noch undeutlich wahrgenommen wird (Fig. 9a, Taf. XXIV).

Bezüglich des Vorkommens nervöser Elemente war anzunehmen, daß solche vorzugsweise in Regionen mit erheblicherer aktiver Bewegungsfähigkeit anzutreffen wären, also in den Tentakeln und in der Proboscisregion; ich konnte jedoch nur im Bereiche der letzteren derartige Gebilde in Gestalt bipolarer und multipolarer Ganglienzellen nachweisen; dieselben liegen unter dem Ektoderm in der Stützgallerte eingebettet und senden feine Fortsätze zu beiden Keimblättern. Die Zellen sind außerordentlich klein und mit dunklem Kerne versehen. Ihre Abstammung von interstitiellen Zellen des Ektoderms dürfte wohl außer Zweifel stehen (Taf. XXIV, Fig. 9b). In den Tentakeln gelang mir der Nachweis weder auf Schnitten noch durch Anwendung der vitalen Methylenblaumethode.

Während das äußere Keimblatt durch den ganzen Hydranthen hindurch im allgemeinen ein ziemlich gleichartiges Verhalten zeigte, ist dies bei dem Entoderm, zu dessen Beschreibung ich jetzt übergehe, weit weniger der Fall. Schulze (7, p. 27) bezeichnet das Entoderm als ein einschichtiges, vollsaftiges Epithel, dessen Zellen alle eine lange Flimmercilie tragen und im Ruhezustande im all-

Digitized by Google

gemeinen die Cylinderform zeigen, wiewohl ihre Gestalt nach dem jeweiligen Kontraktionszustande des Polypen großen Schwankungen unterliegt.

Die Entodermzellen des Rüssels sind nach diesem Autor cylindrisch geformte Elemente mit gleichmäßig feinkörnigem Protoplasma; während aber nach dem freien Ende des Rüssels zu die Kerne basal oder unterhalb der Mitte in der Zellenachse gelegen seien und ein mittelgroßes Kernkörperchen enthielten, zeigten sich dieselben in den Zellen des Rüsselgrundes etwas mehr nach oben und seitwärts verlagert und mit größerem Nucleolus versehen; auch seien hier die Zellen selbst etwas höher und der protoplasmatische Inhalt heller.

Die Zellen des bauchig erweiterten Magenteiles beschreibt Schulze (7, p. 28) als große Cylinderzellen, die fast ganz mit wasserheller Flüssigkeit erfüllt seien. Das Protoplasma beschränke sich wesentlich auf eine plattenförmige Anhäufung am freien Endteile der Zelle, eine geringe Menge hülle den stets seitlich und über der Mitte gelegenen Kern ein, der entweder nur ein großes, kugeliges, stark lichtbrechendes Kernkörperchen, oder außerdem noch ein kleines, ovales von geringerem Lichtbrechungsvermögen enthalte. Endlich sei noch die ganze Innenwand von einer dünnen Protoplasmalamelle überkleidet, von welcher zarte Fäden ausgingen und die Zellflüssigkeit durchsetzten. In der plattenförmigen Anhäufung am freien Zellende unterscheidet Schulze (7, p. 28 u. 29) noch zweierlei Elemente, nämlich größere, unregelmäßig eckige „Krümel", die er als Pigmentbildungen ansieht und glatte, rundliche, ziemlich stark lichtbrechende „Körner", welche er, da er sie am reichlichsten im Spätherbst oder zu Anfang des Winters vorfand, für aufgespeichertes Nährmaterial hält. Im Bereiche des untersten Hydranthendrittels endlich sind nach Schulze (7, p. 29) die Entodermzellen etwas niedriger als im vorigen Abschnitte; der Kern ist hier kleiner, mehr kugelig und stets nur mit einem Kernkörperchen versehen; die Zellen erscheinen trüber, weil ihr oberes und mittleres Drittel reichlich mit den eben erwähnten Körnern erfüllt ist, während das Basalende davon frei und deshalb heller erscheint.

Von dieser Darstellung des Entoderms weichen meine Befunde in mannigfacher Beziehung sehr wesentlich ab. In erster Linie imponiert am inneren Keimblatt das Auftreten von Längswülsten innerhalb der Proboscisregion (Fig. 7—8a). Während Schulze (7, p. 30) diese Wülste nur „als zufällige, bei stärkeren Kontrak-

Digitized by Google

tionen des Körpers entstehende Faltelungen" ansieht, ist es von besonderem Interesse, daß schon Allman (2, p. 370) dieselben gesehen und unter der Bezeichnung „rugae" als besondere Organisationseigentümlichkeiten beschrieben hat. Wenn er bei dem damaligen Stande der mikroskopischen Technik auch die histologischen Beziehungen der die Wülste zusammensetzenden Zellen nicht richtig erkennen konnte, so hat er doch gewisse, von ihm als Tochterzellen bezeichnete Elemente bereits als wahre Sekretionszellen gedeutet. Wenn diese Längswülste, wie Schulze (7) meint, zufällige, durch die Kontraktion des Körpers bedingte Faltelungen wären, so sehe ich nicht ein, warum nicht in der gleichen Weise auch das äußere Keimblatt daran teilnehmen sollte. Zum mindesten müßten im äußeren Blatte, wenn man einwenden wollte, daß die Zellen desselben nicht so weich und nachgiebig seien wie diejenigen des Entoderms, sich die Längsfaltungen schwach angedeutet finden.

Uebrigens unterliegt es aber nicht dem geringsten Zweifel, daß es sich hier um ein charakteristisches Verhalten handelt, denn einmal befanden sich alle von mir untersuchten Polypen in tadellos gestrecktem Zustande, andererseits aber habe ich die Wülste ausnahmslos in allen Fällen angetroffen, insofern nicht der ganze Gastralraum durch besonders reichlich aufgenommene Nahrungskörper prall gefüllt und das gesamte Hydranthenköpfchen aberrant geformt war. Die Zahl der Längswülste ist nicht konstant; nahe dem freien Ende der Proboscis fand ich fast immer 5, ausnahmsweise auch 6 gleich große, in der Mitte und mehr nach dem Grunde der Proboscis häufig 10, seltener 12 und 14 Wülste in der Weise angeordnet, daß immer ein größerer mit einem kleineren abwechselte (Fig. 8, Taf. XXIII). Die breiteren Wülste scheinen stets durch die ganze Länge des vorderen Hydranthenköpfchens sich hindurch zu erstrecken, während die schmäleren, zwischen ihnen auftretenden kürzer sind und auf den unteren Abschnitt beschränkt bleiben. Auf einem senkrecht zur Hydranthenachse geführten Querschnitte durch die Proboscis erscheinen die Wülste wie die Sektoren eines Kreises, aber an den freien, ins Lumen hineinragenden Enden etwas abgerundet; in der Nähe der Mundöffnung berühren sie sich fast, mehr nach der Mitte zu, wo sich das Lumen, der Spindelgestalt der Proboscis entsprechend, erweitert, und noch weiter nach unten im Bereiche der 10 Wülste erstrecken sie sich nicht bis zur Mittelachse, immer aber reichen einerseits die großen, andererseits die kleinen Wülste nahezu

Digitized by Google

gleich weit in das Lumen hinein, so daß ein Bild von großer Regelmäßigkeit entsteht. Die Wulstbildung erfolgt nicht, was ja möglich wäre, dadurch, daß das Epithel mehrschichtig wird, sondern in der Weise, daß die einzelnen Zellen höher werden, dergestalt, daß seitlich die kleinsten und in der Richtung des größten Dickendurchmessers der Wülste die längsten liegen.

Was nun die Beschaffenheit der die Wülste zusammensetzenden Zellen anlangt, so sind durchweg zwei verschiedene Formelemente zu unterscheiden, Stützzellen und Drüsenzellen (Fig. 8a, Taf. XXIII).

Die letzteren stellen typische Becherzellen dar, deren basaler Teil die Hauptmasse des Protoplasmas enthält; dasselbe ist von körniger Beschaffenheit, der Kern ist groß und bläschenförmig, im unteren Drittel gelegen; das dunkler gefärbte Korn liegt neben dem Nucleolus; feine Chromatinkörnchen finden sich besonders in den Kreuzungspunkten der Lininfäden des Kerngerüstes. Der obere Teil der Zelle enthält in einem feinen Protoplasmawabenwerk das von der Drüsenzelle produzierte Verdauungssekret; an den Kreuzungspunkten der zarten Fäden erscheint das Protoplasma verdichtet und daher dunkler. Bei starker Füllung ist der obere Teil der Zelle kolbig angeschwollen. Die um die Drüsenzellen gelegenen Stützzellen sind hohe, schmale Cylinderzellen von ganz geringem Querdurchmesser; ihre intensivere Färbung ist bedingt durch ihr dichteres, jedoch ebenfalls körniges Protoplasma. Die Kerne erscheinen durchschnittlich kleiner, und das dunkler gefärbte Korn ist meistens nicht seitlich vom Nucleolus, sondern innerhalb desselben gelegen. Aus dieser verschiedenen Kernstruktur der beiden Zellarten dürfte zu folgern sein, daß eine Stützzelle sich nicht ohne weiteres in eine Becherzelle verwandeln kann. Dagegen finden sich an der Basis der Falten kleine, indifferente Ersatzzellen eingekeilt, die sich nach beiden Richtungen hin zu differenzieren vermögen.

Wenn aber auch die Längswülste im Entoderm der Cordylophora als charakteristische und persistente Bildungen nachgewiesen sind und daher durchaus nicht nur als zufällige Erscheinungen angesehen werden können, so sind sie doch andererseits von den Täniolen der Scyphopolypen wesentlich verschieden. Diese letzteren stellen sich als Faltungen des gesamten Entodermepithels dar, deren Achsen durch radiale Fortsätze der Stützlamelle durchsetzt werden, während bei Cordylophora die äußerste, dem Ektoderm benachbarte Fläche des Entoderms durchaus glatt und ungefurcht

Digitized by Google

bleibt, so daß an der Längsfaltenbildung die Stützlamelle sich nicht beteiligen kann.

Ueberall ist an den freien, ins Lumen hineinragenden Endflächen der Entodermzellen ein feiner Saum von winzig kleinen, schwarzen Stäbchen erkennbar, welche den Basalteil der durch die Konservierung abgebrochenen Wimpern darstellen; auf jede Zelle kommen zahlreiche Cilien, nicht nur eine einzige, wie Schulze (7, p. 27) meint. Am lebenden Objekt sind diese Cilien der Entodermzellen, vorzugsweise in der Proboscis- und Tentakelregion, an Zupfpräparaten bei Zusatz von physiologischer Kochsalzlösung deutlich in ihrer Thätigkeit zu beobachten. Ihre Bewegung erfolgt in der Längsachse des Polypen.

An dieser Stelle möchte ich noch einer anderen Art von Drüsenzellen Erwähnung thun, die nach ihrem charakteristischen Aussehen treffend als körnige Drüsenzellen zu bezeichnen sind. Sie finden sich über das ganze innere Keimblatt des Hydranthen verstreut, sind nur ganz sporadisch in der Proboscisregion vorhanden, erreichen ihre größte Verbreitung innerhalb der Tentakelregion und nehmen nach dem Grunde des Hydranthen zu wieder an Menge ab; ganz vereinzelt finden sie sich noch im Anfangsteil des Stieles. Diese Zellen fallen sofort durch ihren körnigen Inalth und ihre dunkle Färbung auf; sie stellen keulenförmige Gebilde dar, an denen man einen wenig verbreiterten Fuß, einen schmalen Stiel und den runden Endkolben unterscheiden kann. Das Protoplasma enthält in einer feinkörnigen Grundmasse entweder zahlreiche kleinere oder wenige sehr große, dunkle Kügelchen, welche bisweilen von einem helleren Hof umgeben sind; nur selten zeigt die ganze Masse des Protoplasmas ein homogenes dunkles Aussehen. Der mittelgroße Kern liegt gewöhnlich an der Uebergangsstelle von Kolben und Stiel und zeigt neben einem Kernkörperchen das Chromatin in den Kreuzungspunkten des Lining erüstes suspendiert. Es liegt auf der Hand, daß des schmalen Stieles wegen diese Zellen nicht immer der ganzen Länge nach getroffen sind und daher häufig als runde oder ovale Gebilde zwischen den benachbarten Entodermzellen eingebettet erscheinen (Fig. 9c, 10, 11, 12, 13b, 13c).

In der nun folgenden Tentakelregion zeigt das Epithel des inneren Keimblattes zunächst hohe Cylinderzellen mit sehr dichtem Protoplasma (Fig. 10, Taf. XXIV); der Kern liegt meist in der Mitte, bisweilen auch am Grunde der Zellen; das dunkler gefärbte Korn liegt gewöhnlich im Kernkörperchen. Weiter nach unten gegen

die Basalregion zu wird das Epithel wieder etwas niedriger, und einzelne Zellen enthalten mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen; das Chromatin ist, wie immer, in Form feiner Körnchen im Liningerüst des Kernes suspendiert. Das dunkler gefärbte Korn liegt meist neben dem Nucleolus (Fig. 13b). In dieser Region beginnen auch die Dotterkörner aufzutreten, welche als runde, stark gefärbte Körperchen, oft zu mehreren zusammenliegend, das Protoplasma erfüllen; sie entsprechen den von SCHULZE (7, p. 29) beschriebenen „Körnern", wenn sie auch keineswegs, wie dieser Autor angiebt, auf das freie Ende der Zelle beschränkt sind, sondern meist mehr in der Mitte oder sogar am Grunde derselben liegen. Kleinere, rundliche Körnchen und größere, eckige „Krümel", welche SCHULZE als Pigmentbildungen auffaßt, finden sich hier vielfach in den Zellen und zwar immer am freien Ende gelegen, jedoch sind sie nicht von rotbrauner, sondern von grünlich-gelber Farbe; ich halte sie auch nicht für Pigmentablagerungen, sondern für Zoochlorellen. Gerade innerhalb der Tentakelregion fällt sofort ein Einwandern zahlreicher Entodermzellen in den Gastralraum auf (Fig. 14), wiewohl diese Erscheinung sich nicht nur auf diese Zone beschränkt; einige dieser Zellen sind noch wohl erhalten, manche dagegen offenbar im Zerfall begriffen, und da ich andererseits niemals Kernteilungsfiguren antraf, wie SEELIGER (17) solche bei Eudendrium racemosum an den aus dem Entodermverband sich ablösenden und in den Gastrovascularraum auswandernden Zellen gesehen hat, so stehe ich nicht an, sie für senil degenerierte Zellen zu halten, welche sich aus dem epithelialen Verbande loslösen und im Gastralraume allmählicher Resorption anheimfallen.

In der Basalregion des Hydranthen nehmen die Zellen des inneren Keimblattes sehr bedeutend an Größe zu, so daß ein außerordentlich hohes Cylinderepithel auftritt (Fig. 11). Das Protoplasma ist wesentlich am freien Ende der Zelle angehäuft, der ganze übrige, hell erscheinende Teil wird von feinen Protoplasmafäden, die von der Endanhäufung nach den Seitenwänden ziehen, durchquert. Das dadurch entstehende Maschenwerk ist mit sekretorischer Flüssigkeit erfüllt, auch finden sich darin in beträchtlicher Menge Dotterkörner; die Hauptmasse der letzteren liegt indessen in der protoplasmatischen Endanhäufung. In dieser, und zwar meist am Grunde, seltener in der Mitte gelegen, trifft man auch den Kern an; das dunkler gefärbte Korn liegt vorwiegend neben dem Kernkörperchen. Erwähnt sei noch, daß

Digitized by Google

manche Zellen nach dem Lumen zu blasig vorgewölbt sind, so daß sie im Querschnitt verschieden hoch erscheinen. Auch hier finden sich Zoochlorellen, wenn auch seltener als in den vorher beschriebenen Zellen der Tentakelregion.

Es ist nicht zweifelhaft, daß die eben besprochene Zellart Schulze (7, p. 28) bei der Beschreibung der Zellen des bauchig erweiterten Magenteiles vorgelegen hat, da die dort geschilderten Verhältnisse ganz die nämlichen sind.

Im untersten Abschnitte der Basalregion, wo sich der Hydranth immer mehr trichterförmig nach dem Stiele zu verengt, werden die Entodermzellen wieder niedriger (Taf. XXIV, Fig. 12), die Dotterkörner nehmen an Menge ab und fehlen gänzlich in dem mittleren und basalen Teile der Zelle. Auch hier liegt ein dunkler gefärbtes Korn neben dem Kernkörperchen. Schließlich möchte ich noch als besonders auffallende Erscheinung hervorheben, daß es auch im Bereiche des inneren Keimblattes gelegentlich zur Ausbildung wohlentwickelter Nesselkapseln kommt (Taf. XXIV, Fig. 9c).

Wie das Ektoderm die Längsmuskulatur lieferte, so scheiden die Zellen des inneren Keimblattes an ihrer Basis Ringmuskelfibrillen aus, welche von den früheren Autoren übersehen worden sind.

Ihre stärkste Entwickelung findet diese Ringmuskulatur im Bereiche des Proboscisgrundes, wo jede Zelle 5—7 derartige Fibrillen liefert (Fig. 13a), während ich in der Nähe des Mundes und in der Tentakelregion nur 2—3 Fibrillen am Grunde jeder Zelle zählen konnte (Fig. 13 und 13b); weiter nach unten zu wird die Muskulatur noch spärlicher, indem die einzelnen Zellen nur je eine Fibrille, bisweilen auch gar keine, liefern und letztere selbst sich abflachen (Fig. 13c); immerhin läßt sich die Ringmuskulatur noch im obersten Abschnitte des Stieles nachweisen (Fig. 18). Sowohl die Ring- wie die Längsmuskulatur erfährt also ihre stärkste Ausbildung am Grunde des Rüssels und im Anfange der Tentakelregion; jedoch ist die Ringmuskulatur am Hydranthen im allgemeinen die besser entwickelte.

Es leuchtet ein, daß eine so kräftige Muskulatur dem Polypen für die Mechanik der Verdauung ausgezeichnete Dienste leistet; berücksichtigt man noch, daß die Becherzellen der Proboscisregion ein reichliches Verdauungssekret liefern, und daß die Wulstbildung einerseits die Verdauungsfläche vergrößert, andererseits eine außerordentliche Ausdehnung in diesem Abschnitte des Gastralraumes gewährleistet, so wird es erklärlich, daß der so zart und zierlich

Digitized by Google

erscheinende Polyp Tiere verschlingt, die resistenter und größer sind als er selbst, und welche er daher zunächst nur teilweise verschlucken kann. Die Bewältigung der Beute dürfte in der Weise erfolgen, daß der noch heraussteckende Teil, nachdem der bereits im Gastralraum befindliche verdaut ist, mit Hilfe des Muskelapparates nach und nach in den Rüssel hineingezogen wird, um nun seinerseits der Verdauung anheimzufallen.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Längsmuskulatur auf Längsschnitten des Hydranthen, die Ringmuskulatur aber auf Querschnitten desselben, falls nicht zufällig der Schnitt gerade zwischen zwei Fibrillen hindurchgeführt ist, immer als eine zusammenhängende, stärker konturierte Linie erscheinen muß. Instruktiv für diese Verhältnisse ist die Zeichnung Fig. 14, Taf. XXIV. Dieselbe stellt einen Querschnitt durch die Tentakelregion eines Hydranthen dar, während gleichzeitig ein von diesem rechtwinklig abgebogener Tentakel im Längsschnitt getroffen ist. Die dem Hydranthen entoderm anliegende, scharf begrenzte Linie ist die durch den Querschnitt in der Längsrichtung getroffene Ringmuskulatur, während am Tentakelentoderm dieselbe Muskulatur im Querschnitt und deshalb in Form kleiner Stäbchen erscheint; andererseits entspricht die dem Tentakelektoderm aufliegende scharfe Linie der im Längsschnitt getroffenen Längsmuskulatur, welche letztere am Hydranthenektoderm im Querschnitt und daher stäbchenförmig erscheint. Da, wo das Ektoderm des Tentakels von letzterem auf den Hydranthen umbiegt, entsteht zwischen dem äußeren Keimblatte einerseits und dem inneren Keimblatte des Hydranthen, sowie den proximalen Entodermzellen des Tentakels andererseits ein annähernd dreieckiger Raum, in welchem die von den letztgenannten Zellen aus hineinragenden stäbchenförmigen Muskelfibrillen sich besonders auffällig präsentieren. Ich glaube, daß Schulze diese Stelle meint, wenn er sagt, daß die Stützlamelle besonders in der Nähe der Arme von feinen Fasern quer durchsetzt wird.

Die eben beschriebenen Verhältnisse, in Verbindung mit der Thatsache, daß die Ringmuskulatur als solche von Schulze nicht gesehen, sondern als Stützlamelle bezw. Grenzmembran derselben aufgefaßt worden ist, dürften wesentlich dazu beigetragen haben, der Stützlamelle die Bedeutung einer von schlauchförmigen Membranen umgrenzten hyalinen Zwischenlage zuzuerkennen. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen; ich sehe in der Stützlamelle nur eine mehr oder weniger zähflüssige, zwischen

beiden Keimblättern gelegene Gallertmasse, analog der den Medusen eigentümlichen, dort allerdings weit mächtigeren Gallertschicht.

Von einiger Ansehnlichkeit ist diese Zwischenmasse — wenigstens bei Cordylophora — nur im Bereiche des Hydranthen, im Stiel und in der Hydrorhiza sowie in den Gonophoren ist sie auf ein Minimum reduziert. Besondere membranöse Wandungen dieser Zwischensubstanz sind nicht vorhanden, vielmehr wird sie direkt durch die beiden Epithelien, bezw. die Ring- und Längsmuskulatur begrenzt. Besonders die Muskelfibrillen täuschen gelegentlich eine membranöse Wand der Stützlamelle vor und dort, wo keine Muskulatur vorhanden ist, z. B. im Hydrocaulus, fehlt in der Regel auch ein scharfer Grenzkontur. Man wird hier deutlich erkennen, daß die zwischen den beiden Keimblättern verlaufende feine Linie nur durch die sich berührenden basalen Membranen der ekto- und entodermalen Zellen entsteht; diese Membranen erscheinen, wo sie gelegentlich auseinanderweichen und gallertige Zwischensubstanz umschließen, zart und dünn wie die übrigen Zellkonturen. Mit dieser Auffassung der Verhältnisse stimmt es auch überein, daß Schulze (7, p. 26) die Stützlamelle im Cönenchym als eine „hier und da schwach ausgebauchte, sehr dünnwandige, vollständig glashelle und strukturlose glatte Röhre" bezeichnet; „ausgebaucht" erscheint sie natürlich überall dort, wo gelegentlich einmal die basalen Membranen beider Zellschichten etwas auseinanderweichen, wie ich anführte. In Berücksichtigung der geschilderten Verhältnisse erscheint es mir zweckmäßig, den Ausdruck Stützlamelle mit der Bezeichnung Stütz- oder Zwischengallerte zu vertauschen, weil die erstere Bezeichnung zu der Vorstellung von dem Vorhandensein einer Membran verleiten dürfte.

Im Anschluß an den Hydranthen wende ich mich nun zur Besprechung der Tentakel und beginne auch hier wieder mit dem Ektoderm.

Nach Schulze (7, p. 20) gleicht das äußere Keimblatt der Tentakel durchaus dem des Hydranthen, die Nesselkapseln sollen auch hier in den kleinen Zwischenzellen liegen und müssen daher mit ihrem Cnidocil die großen polygonalen Deckzellen durchbohren. Oft sollen um 1, seltener 2 größere 8—10 kleinere Nesselkapseln liegen, so daß auf diese Weise eine Anordnung in Gruppen entsteht; letztere sind gewöhnlich von den Randkonturen einer polygonalen Deckzelle umschlossen, deren großer, blasser Kern

Digitized by Google

meist noch neben den Nesselkapseln deutlich sichtbar ist. Alle diese Nesselkapseln stehen aufrecht und erreichen mit ihrem Pole fast die äußere Grenzfläche der Zelle; über jeder Kapsel wölbt sich in Form eines sehr flachen Kegels eine äußerst zarte Membran, von deren Gipfel ein feines, blasses Härchen von 0,006 mm Länge etwas seitlich vom Pole der Nesselkapsel frei hinausragt. Als auffälligste Eigentümlichkeit des Tentakelektoderms bezeichnet Schulze eine Wulstbildung, welche, in der Nähe der Armbasis beginnend, gegen das freie Ende des Tentakels zu am stärksten ausgeprägt ist und auf lokaler Verdickung des Ektoderms beruhen soll. Auf diese Querwülste, welche als kleine rundliche oder größere spindelförmige Erhebungen den Arm zur Hälfte, zu $^2/_3$ oder auch in der Nähe der Tentakelspitze vollständig ringförmig umfassen, sind fast ausschließlich die Nesselkapseln beschränkt. Aehnliche Verhältnisse, wie die eben geschilderten, hat Schulze auch bei der Untersuchung von Hydra festgestellt.

Nach meinen Beobachtungen ist auch das Ektoderm des Tentakels im allgemeinen einschichtig wie das des Hydranthen; es besteht aus Zellen von kubischer Gestalt mit sehr dichtem, feingekörntem Protoplasma; der Kern ist sehr ansehnlich, bläschenförmig und liegt in der Mitte der Zelle (Fig. 16, Taf. XXIV); das dunkler gefärbte Korn liegt im Kernkörperchen oder daneben, in letzterem Falle aber dem Nucleolus unmittelbar benachbart.

An einigen Ektodermzellen konnte ich feine, starre Fortsätze beobachten, welche vielleicht als Sinneshaare zu deuten und mit den zuerst von Schulze bei Syncoryne beschriebenen Palpucils identisch sein dürften (Fig. 16d). Die spärliche Zahl dieser Sinnesapparate würde auch mit der auffallend geringen Reizbarkeit der Cordylophora im Einklang stehen.

Wie ich schon bei der Beschreibung des Hydranthenektoderms anführte, entstehen die Nesselkapseln in basal gelegenen kleinen Zwischenzellen; im Laufe der Entwickelung drängen diese sich zwischen den benachbarten Ektodermzellen an die Oberfläche und man sieht bisweilen mehrere dichtgedrängt nebeneinander liegen. Seitlich vom Pole der Nesselkapsel ragt ein starrer, haarförmiger Protoplasmafortsatz, das Cnidocil, frei empor. Durch die wachsende Nesselkapsel wird der Zellkern verdrängt und liegt als dunkles, sichelförmiges Gebilde dem Grunde der Kapsel meistens unmittelbar an.

Die Nesselkapseln sind von ovaler Gestalt und bestehen aus einer aus dem Protoplasma der Zelle differenzierten Kapsel, in

welcher als stark lichtbrechendes Stäbchen sofort der eingestülpte Basalteil des Fadens auffällt, um den sich letzterer in Spiralwindungen herumlegt. Jeder Reiz, welcher das als Sinneshärchen funktionierende Cnidocil trifft, wird auf das Protoplasma übertragen, durch dessen daraufhin erfolgende Kontraktion ein Druck auf die Kapsel ausgeübt und deren Entladung bewirkt wird. Dabei wird der Faden, indem er sich umstülpt, ausgeschleudert (Fig. 16c), und das die Kapsel erfüllende Sekret entleert sich durch ihn nach außen. In diesem Zustande werden am Grunde des Fadens stilettartige Widerhaken sichtbar (Fig. 16c), deren Zahl nicht konstant zu sein scheint; in geringer Entfernung darüber ist der Faden noch von einer größeren Anzahl kleiner Häkchen umstellt. Diese Widerhaken dürften wohl zum Festhalten der Beute dienen. Auch nach Schulze (7, p. 24) erfolgt die Entladung der Nesselkapseln nach dem angegebenen Prinzip. Die Nesselkapseln sind, wie ja schon Schulze (7, p. 20) angiebt, gruppenweise angeordnet, und da jede einzelne über die Oberfläche des indifferenten Ektoderms etwas hinausragt, so entstehen kurze Wülste oder knopfförmige Erhebungen, welche an der Tentakelspitze zusammenfließen. Weiter unten im Tentakel sind die einzelnen Erhebungen so angeordnet, daß sie eine vielfach gewundene Spirallinie bilden, die an der Tentakelspitze beginnt und nach abwärts bis fast zur Basis der Arme reicht, indem sie dabei gleichzeitig 4 Längsreihen bildet (Fig. 17). Im Vergleich zu der reichen Entwickelung am Tentakel finden sich die Nesselkapseln nur spärlich im Bereiche des Hydranthen und nur sehr vereinzelt im Stiele; im Ektoderm des letzteren lagen sie stets am Grunde der Zelle, nie konnte ich beobachten, daß sie aufgerichtet mit ihrem Pole die freie Grenzfläche der Zelle erreichten, auch war niemals ein Cnidocil ausgebildet. Diese Degeneration der Nesselkapseln, die im wesentlichen als Hemmungsbildung zu deuten ist, erklärt sich ungezwungen durch die im Laufe der phylogenetischen Entwickelung erfolgte Ausbildung des Periderms.

Während das Ektoderm des Tentakels als eine Ausstülpung des Hydranthenektoderms zu betrachten ist, stellt das Entoderm einen soliden, einreihigen, sich nach oben verjüngenden Zellzapfen vor von chordaähnlichem Aussehen; die Zellen haben flach-scheibenförmige Gestalt, nie habe ich in der Nähe der Tentakelbasis zwei nebeneinander gesehen, was nach Schulze bisweilen vorkommen soll. Eine innige Verbindung der untersten Tentakel-Entodermzelle mit dem inneren Keimblatte des Hydranthen besteht im voll-

entwickelten Zustande nicht, weil die Zellen des letzteren auch an dieser Stelle Ringmuskelfibrillen ausscheiden, während die ihnen zugekehrte Wand der scheibenförmigen Entodermzelle dünn und zart bleibt. Diese Trennung der beiderseitigen inneren Keimblätter hat auch SCHULZE (7, p. 27) beobachtet, nur läßt er sie durch die quer gegen die Armachse diaphragmaartig vorspringende Stützlamelle erfolgen, von der ich auch an dieser Stelle nichts wahrnehmen konnte (Fig. 14, Taf. XXIV).

Das Protoplasma der sehr umfangreichen Entodermzellen, welche die größten Zellen im ganzen Polypen darstellen, bildet ein großmaschiges Gerüstwerk, das sich nur um den Kern und an den Seitenwänden der Zellen verdichtet (Fig. 15).

Der ungemein große, helle, bläschenförmige Kern liegt in der Mitte der Zelle (Fig. 15a) und umschließt ein dunkler gefärbtes, großes Kernkörperchen. Das dunkler gefärbte Korn liegt neben ihm; feine Chromatinkörnchen finden sich in den Knotenpunkten des Liningerüstes verstreut. Rings um die Außenfläche jeder Entodermzelle werden durchschnittlich bis 4 Muskelfasern ausgeschieden, welche aber, besonders nach der Tentakelspitze zu, sehr viel schwächer entwickelt sind als am Hydranthen, da sie nur die Ausstreckung des Tentakels zu bewirken haben. Andererseits ist die ektodermale Längsmuskulatur, entsprechend der energischen Kontraktionsfähigkeit der Polypenarme, im Bereiche der Tentakel durchweg gut entwickelt.

Die entodermale Scheitelzelle ist an ihrer oberen Fläche dünnwandig und glatt; zackige Vorsprünge, wie SCHULZE sie daselbst gesehen hat, konnte ich nicht wahrnehmen.

Die zwischen beiden Keimblättern befindliche Stützgallerte ist schwächer entwickelt als im Bereiche des Hydranthenkörpers.

2. Hydrocaulus und Hydrorhiza.

Im Stiele, zu dessen Beschreibung ich jetzt übergehe, unterscheidet SCHULZE (7, p. 18) an den ektodermalen Elementen ebenfalls wieder große, oberflächlich gelegene Deckzellen und kleinere, Nesselkapseln enthaltende Zwischenzellen. In den Deckzellen bilde das körnige Protoplasma eine Anhäufung um den Kern und ziehe von letzterem in unregelmäßig verästelten Strängen gegen die Grenzflächen, diese mit einer dünnen, zusammenhängenden Schicht überkleidend. Eine helle, zwischen den Protoplasmasträngen befindliche Flüssigkeit sammele sich in lakunenartigen Räumen an

Digitized by Google

und gebe auf diese Weise dem äußeren Keimblatt ein blasiges Aussehen.

Meine Untersuchungen des Ektoderms im Verlaufe des Hydrocaulus führten zu folgenden Ergebnissen:

Das Ektoderm behält im Bereich des Stieles die gleiche Höhe wie an der Hydranthenbasis; die ziemlich hohen, kubischen Zellen unterscheiden sich, wie auch Schulze (7, p. 18) besonders erwähnt, von den sonst vorkommenden ektodermalen Elementen dadurch, daß ihre am freien Ende befindliche Membran in ziemlich regelmäßiger Weise von abwechselnd hellen und dunklen Körnchen durchsetzt erscheint. Ich lasse dahingestellt, ob es sich hier um Pigmentalablagerungen handelt. Diese Erscheinung tritt schon an den obersten Partien des Cönosarks auf, noch im Bereich der Keimzone (Fig. 18 u. 20, Taf. XXV). Sonst zeichnen sich die Ektodermzellen in dieser Gegend durch ein dichtes, den ganzen Zellraum ziemlich gleichmäßig erfüllendes Protoplasma aus; der mittelgroße, ein dunkleres Kernkörperchen enthaltende Kern liegt im basalen Drittel der Zelle, das Chromatin in feinen Körnchen in den Kreuzungspunkten der Lininfäden. Außerdem finden sich hier im äußeren Keimblatt zu Eiern umgebildete Ektodermzellen (Fig. 18 u. 19). Die benachbarten Zellen fallen dadurch auf, daß um einzelne Kerne herum die Zellgrenzen verwischt erscheinen; offenbar sind diese Zellen in der Auflösung begriffen und dienen zur Ernährung der Eier. Endlich finden sich noch im Ektoderm spärliche Dotterkörner, die in den unteren Abschnitten des Stieles an Menge und Größe zunehmen; dort werden auch die Zellen reicher an Vakuolen, ja, manche erscheinen fast leer, während andere noch reicher an Protoplasma und zahlreichen, darin eingebetteten Dotterkörnern sind. Bemerkenswert ist noch, daß einzelne Zellen Protoplasmafortsätze zum Periderm schicken. (Fig. 20).

Das äußere Keimblatt der Hydrorhiza ist da (Fig. 21), wo diese, ihrer Unterlage aufliegend, abgeflacht ist, ebenfalls niedriger. sonst ist es jedoch höher als im Stiel und im allgemeinen als ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel zu bezeichnen, wenn schon die Zellen nicht durchweg von gleicher Größe sind. Vakuolen finden sich häufig am freien Ende, vorzugsweise der höchsten Zellen. Plasma- und Kernstruktur ist die nämliche wie im Stielektoderm, Dotterkörner sind ebenfalls zahlreich vorhanden, auch hier treten Protoplasmafortsätze an das Periderm heran, besonders an der aufliegenden Seite.

Digitized by Google

Ueber die Beschaffenheit des inneren Keimblattes im Verlauf des Stieles finden sich bei SCHULZE nur spärliche Angaben: Die Zellen seien hier unter einander sehr ähnlich, niedriger als im Bereich des Polypenkörpers, ganz mit Protoplasma erfüllt, worin wieder die glatten, rundlichen „Körner" und eckige, braune Pigmentkrümel lägen. Der Kern sei klein, kugelig und stets unterhalb der Mitte befindlich, er enthalte ein Kernkörperchen mittlerer Größe. An der freien, die Cilie tragenden Oberfläche der Zellen sei eine Membran nicht wahrzunehmen. Diesen Beobachtungen entsprechen meine Befunde nur unvollkommen. Zunächst ist an allen entodermalen Zellen des Cönosarks eine Begrenzung deutlich erkennbar, aber an dem distalen Ende der Zelle sind Reste von Cilien, wie sie in der Proboscisregion zu sehen waren, nicht zu konstatieren, indessen kann man sich von dem Vorhandensein der Wimpern durch die Untersuchung am lebenden Objekt mit Leichtigkeit überzeugen. Unterhalb der Hydranthenbasis im Bereiche der Keimzone (Fig. 18, Taf. XXV) bilden die Zellen des inneren Keimblattes ein ziemlich hohes Cylinderepithel und berühren sich, indem sie sich nach dem freien Ende zu etwas verjüngen und zapfenartig ins Lumen hineinragen, oft nur im unteren Drittel. Das Protoplasma erscheint blaß, feinkörnig, und während es bei den Zellen der Hydranthenbasis sich wesentlich am distalen Ende anhäufte, erfüllt es hier gleichmäßig den ganzen Zellraum, nur bisweilen zieht es sich etwas von der Basis zurück, wodurch dann Vakuolen entstehen.

Der Kern ist von mittlerer Größe und liegt etwa in der Mitte der Zelle oder noch etwas tiefer. Das dunkler gefärbte Korn liegt seltener im Kernkörperchen, häufiger außerhalb desselben. Dotterkörner liegen in größerer Menge im Protoplasma. Unterhalb der Keimzone verlieren die entodermalen Zellen alsbald die Cylinderform, und indem sie nunmehr ungefähr von gleicher Höhe bleiben, nehmen sie flach-kubische Gestalt an und sind oft merklich in die Breite gezogen (Fig. 20, Taf. XXV).

Zahlreiche Zellen lösen sich aus dem epithelialen Verbande und wandern ins Innere, man kann sie hier, wie die Zeichnung (Fig. 20) zeigt, in verschiedenen Stadien des Zerfalles sehen. Die Plasmastruktur ist die nämliche wie an den Zellen der Keimzone; das dunkler gefärbte Korn liegt im Kernkörperchen. Im Bereich der Hydrorhiza (Fig. 21) werden die Zellen des inneren Keimblattes wieder etwas höher, nur an der aufliegenden Fläche entspricht ihre Höhe derjenigen der eben beschriebenen Zellen des Stieles;

Digitized by Google

sie sind plasmaarm, vereinzelte enthalten spärliche Dotterkörner, die Kerne sind bis auf wenige nur schwach gefärbt und ohne deutliches Liningerüst, vielfach in der Auflösung begriffen.

Auch hier wandern häufiger Zellen ins Innere; auf dem gezeichneten Querschnitt sieht man eine Entodermzelle, welche gerade im Begriff ist, sich aus dem Zellverbande abzulösen.

Das den ganzen Weichkörper des Stieles und der Hydrorhiza einhüllende Periderm ist als eine cuticulare Bildung des Ektoderms zu betrachten; es zeigt lamellöse Schichtung und starkes Lichtbrechungsvermögen. Während es an der Hydrorhiza und den unteren Stielteilen von beträchtlicher Dicke (Fig. 20 u. 21) und vom Cönosark durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt ist, wird es nach oben zu immer dünner uzd legt sich dicht unterhalb des Hydranthenköpfchens dem Weichkörper fest an. Eine äußerst zarte, dünne Lamelle setzt sich auf das Köpfchen fort, sich ihm überall innig anschmiegend und etwa an der Ansatzstelle der untersten Tentakel endigend (Fig. 13b, 13c, 18). Bisweilen weichen die einzelnen Lamellen des Periderms auseinander und lassen kleine Hohlräume von kugeliger oder ellipsoider Gestalt zwischen sich.

Der Querschnitt durch die Hydrorhiza (Fig. 21, Taf. XXV) giebt übrigens eine instruktive Vorstellung von der Befestigung des Cordylophorastämmchens auf der Unterlage. Letztere wurde im vorliegendeu Falle durch das Blatt einer Wasserpflanze dargestellt und konnte daher in Verbindung mit der Hydrorhiza geschnitten werden. Man sieht, wie das Periderm mit keilförmigen Fortsätzen in die Tüpfelkanäle des Blattes hineinragt; ihre Erklärung findet diese Erscheinung ja sehr einfach in den protoplasmatischen Fortsätzen, mit welchen das Ektoderm noch bis an die Basis der Peridermzapfen heranreicht. Auch in anderen Fällen, wenn der Stock beispielsweise sich auf Muscheln oder Holzgegenständen ansiedelt, dürfte vermutlich das Periderm in etwa vorhandene Poren und Vertiefungen hineingetrieben und auf diese Weise eine möglichst innige Verbindung der Hydrorhiza mit dem Substrat angestrebt werden.

3. Die Gonophoren.

Während bei vielen Polypen die Propagationszellen in freilebenden Medusen oder in mehr oder weniger rückgebildeten Geschlechtstieren entstehen, ist bei unserer Cordylophora die Rück-

Digitized by Google

bildung so weit vorgeschritten, daß der medusoide Charakter der sessilen Gemme völlig verloren gegangen ist; es fehlt sogar jede Andeutung eines Glockenkernes. Der Gonophor funktioniert hier lediglich als Behälter der Geschlechtsprodukte, während diese in der Keimzone des Stieles, die mit der Knospungszone ungefähr zusammenfällt, vorgebildet werden. Ich erinnere hier nochmals daran, daß Gonophoren ausschließlich an Seitenhydranthen hervorsprossen. Ich werde im folgenden lediglich das Verhalten der beiden Keimblätter behandeln und die Genese und Reifung der Geschlechtszellen nur insoweit berücksichtigen, als sie einen entscheidenden Einfluß auf das Gewebe des heranwachsenden Gonophors ausüben.

Ich schicke auch hier wieder eine kurze Skizze der Schulze-schen (7) Untersuchung über die histologischen Verhältnisse des Gonophors voran.

Nach ihm leitet die Anlage jedes Gonophors sich mit einer zunächst flachen Vorwölbung beider Gewebsschichten des Cönenchyms ein, wodurch an dieser Stelle das Periderm mit vorgetrieben wird; letzteres liefert dem Gonophor die als Gonotheca bezeichnete Hüllkapsel.

An der jungen Gonophorenknospe stellt dieselbe eine zarte Chitinlamelle dar, welche mit dem Wachstum des Gonophors zwar an Dicke, nicht aber an Konsistenz und Lichtbrechungsvermögen zunimmt und deshalb immer nur zarte, schwach sichtbare Konturen zeigt. Die flache Ausstülpung des Gonophors nimmt nach und nach Kolbenform an; der von einer zunächst gleichmäßig dicken Wandung umschlossene Hohlraum steht mit dem Lumen des Stieles nur durch einen engen Zugang in Verbindung. Indem nun der rasch wachsende Gonophor seine definitive Größe erreicht, erfolgt eine partielle Dickenzunahme und ein Vorwachsen des Ektoderms nach dem Lumen zu; dadurch wird das innere Keimblatt nach innen zu vorgetrieben und der zunächst einfach blasige Hohlraum „zu einem anfangs nur mit seichten Ausstülpungen, später mit blindschlauchartigen Fortsätzen und schließlich mit baumartig verästelten Röhrenausläufern versehenen Binnenraum“ umgewandelt. Gewöhnlich treten 4 Hauptstämme auf, welche gegen den äußeren Pol zu verlaufen, wo sie, sich leicht gegens einander neigend, blind endigen. In ihrem Verlaufe geben sie abwechselnd nach der einen und der anderen Seite schräg nach oben und außen gerichtete Aeste ab; bei den männlichen Gonophoren liegen sie mehr in der Tiefe und sind reicher verästelt,

bei den weiblichen liegen sie oberflächlicher und sind weniger verzweigt. Eine Anastomose der verschiedenen Röhrenausläufer, wie Allman (2) sie annahm, kommt nach Schulze nicht vor.

Das zwischen den Entodermröhren und der freien Oberfläche gelegene ektodermale Gewebe sondert sich in zwei verschiedene, jedoch durch keine Membran getrennte Zellmassen, nämlich in ein aus großen, polygonalen, platten Zellen bestehendes einschichtiges Rindenepithel und eine parenchymatöse Masse unregelmäßig gestalteter Zellen, welche zwischen den Rindenzellen einerseits und den Entodermröhren andererseits liegt, von letzteren durch die Stützlamelle getrennt.

Nach meinen Untersuchungen erfolgt die Anlage des Gonophors im allgemeinen in der nämlichen Weise, wie ich soeben nach Schulze beschrieben habe; nur unterscheiden sich männliche und weibliche Knospen in der Regel ziemlich scharf dadurch, daß auf gleichen Entwickelungsstadien der weibliche Gonophor durch einen weiteren Verbindungskanal ausgezeichnet ist als der männliche.

Das Ektoderm der jugendlichen Gonophorenanlage gleicht dem des Stieles; es bildet ein annähernd kubisches Epithel mit sehr dichtem, feingekörntem Protoplasma und mittelgroßen, im Centrum der Zelle gelegenen Kernen. Während sich bei den weiblichen Stöcken wohlcharakterisierte Geschlechtszellen in verschiedenen Entwickelungsstadien bereits im äußeren Keimblatte des Stieles, im Bereiche der Keimzone vorfinden, fehlt jeder Beweis dafür, daß im Ektoderm der männlichen Gonophoren die Zellen, aus denen die Geschlechtselemente hervorgehen, nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern so wie die Eizellen in den weiblichen Stöcken aus dem Stielteile selbständig in die Gonophoren hineingewandert seien. Wenn sich auch vermuten läßt, daß die Entstehung der Sexualzellen bei beiden Geschlechtern in analoger Weise erfolgt, so ist doch bei den männlichen Stöcken irgend eine histologische Differenzierung der ektodermalen Elemente im Bereiche des Stieles noch keinesfalls wahrzunehmen; die erste Andeutung einer solchen macht sich vielmehr erst innerhalb des Gonophors bemerkbar und beschränkt sich auch hier, ohne daß zunächst eine Formveränderung einzelner Zellen wahrnehmbar würde, lediglich auf eine partielle Proliferation des äußeren Keimblattes. Letzteres wuchert an gewissen Stellen in Form solider Zapfen, die oft früh schon an der Basis zusammenfließen, ins Innere hinein und treibt das dem Entoderm des Stieles gleichende, aus mäßig hohen Cylinderzellen bestehende innere Keimblatt vor sich her. Das vom Ento-

Digitized by Google

derm umschlossene Lumen erscheint daher jetzt nicht mehr einfach blasenförmig, sondern ist vielfach aus- und eingebuchtet. Die Entodermzellen führen ein blasses Protoplasma, das selten am Grunde eine Vakuole einschließt; meist in der Mitte oder nach dem freien Ende zu liegt der große, bläschenförmige Kern; er enthält ein dunkel gefärbtes Kernkörperchen von beträchtlichem Umfange; das Chromatin liegt in Form feiner, dunkler Körnchen besonders in den Kreuzungspunkten der Lininfäden. Dotterkörner treten erst nach und nach wenig zahlreich auf; nicht selten liegen am freien Ende der Zelle Zoochlorellen. Wo sich beide Keimblätter aneinander legen, entsteht ein schärferer Kontur; weichen sie gelegentlich auseinander, so sind die basalen Zellkonturen ebenso zart und dünn wie die sonstige Zellbegrenzung; von einer Stützlamelle im Sinne eines besonderen schlauchförmigen Gebildes kann also auch hier nicht die Rede sein. Es ist weder ekto- noch entodermale Muskulatur vorhanden, die ja auch hier in Rücksicht auf die Bestimmung des Gonophors nicht zu erwarten ist. Die protoplasmatischen Fortsätze, welche das Ektoderm im Bereiche des Stieles an das Periderm sendet, fehlen hier gänzlich; bezüglich des letzteren verweise ich auf die vorher erwähnten Angaben Schulze's (7, p. 10).

Ich komme nun auf die bereits oben beschriebene Zellwucherung zurück: Die mehr und mehr an Volumen zunehmenden Zapfen wachsen immer weiter ins Innere hinein, indem sie dabei von dem Entodermepithel, das sie vor sich hertreiben, umhüllt werden, wie die Finger der Hand von einem Handschuh. Während das auch weiterhin noch einwuchernde ektodermale Zellmaterial zunimmt, bleibt das Volumen des bereits auf dem jungen Stadium mehrfach gelappten und nunmehr mit zahlreichen röhrenförmigen Fortsätzen ausgestatteten Entoderms (Taf. XXV, Fig. 22 u. 23) im Vergleiche zum Ektoderm und zum rasch heranwachsenden Gesamtgonophor beträchtlich zurück. Anfänglich kommunizieren noch alle Entodermröhren untereinander und mit dem Entodermlumen im Cönosark, später aber erfolgt durch weitere Vermehrung der Geschlechtszellen eine Abschnürung, so daß isolierte Hohlcylinder entstehen (Taf. IV, Fig. 24). Durch weiter fortschreitende Proliferation werden die Hohlcylinder immer mehr zusammengepreßt, ihre Wandungen legen sich aneinander und es kommt füglich zum Schwunde dieser isolierten Zellkomplexe, welche als Nährmaterial verbraucht werden. Schließlich ist nach fortgesetzten Zellteilungen der ganze Gonophor mit Geschlechtszellen verschiedener Entwickelungsstadien angefüllt, und nur am Grunde

Digitized by Google

wölbt sich das Entoderm kuppelförmig in den Gonophor hinein, den Rest des ursprünglichen Hohlraumes umschließend.

Das Ektoderm an den Proliferationszonen unterscheidet sich überhaupt nicht von den Geschlechtszellen bezw. von denjenigen Elementen, die sich zu solchen später umbilden; an den indifferenten Stellen dagegen flacht sich das äußere Keimblatt während des Gonophorenwachstums immer mehr zu einem ganz niedrigen Plattenepithel ab (Fig. 24a), um endlich zu einer feinen Membran zu werden, in der eine zellige Struktur nicht mehr nachweisbar ist. Nur am Grunde des Gonophors in der Umgebung des Entodermzapfens bleibt zeitlebens das ektodermale Epithel bestehen. Es liegen nun die Geschlechtsprodukte frei innerhalb der Gonotheca. Aus den eben geschilderten Verhältnissen geht unzweifelhaft hervor, daß von einer regelmäßigen Anordnung und Verzweigung der entodermalen Röhren natürlich keine Rede sein kann.

Beim weiblichen Gonophor vollzieht sich der Bildungsprozeß, wie schon oben gesagt wurde, in analoger Weise; auch die durch die Einwanderung und das Wachstum der Eier, sowie die Entwickelung des Embryos bedingten Erscheinungen sind im wesentlichen die gleichen.

Die Eizellen entstehen aus umgebildeten Ektodermzellen in der Keimzone des Stieles (Taf. XXV, Fig. 18 u. 19) und differenzieren sich daselbst schon früh. Während benachbarte Ektodermzellen zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden, bilden sich andere zu sternförmigen Zellen um, deren lange Protoplasmaausläufer untereinander anastomosieren; einige dieser bindegewebsartigen Zellen flachen sich mehr oder weniger ab und ordnen sich um die Eizellen herum an, dieselben nach Art eines Follikelepithels umgebend. Vielleicht nicht nur durch Wachstumsverschiebungen veranlaßt, sondern auch infolge selbständiger amöboider Bewegung gelangen die Eizellen in das Ektoderm des Gonophors (Taf. XXVI, Fig. 25, 26 u. 27). Sie rücken nun, umgeben von den sternförmigen Zellen, in das Innere des Gonophors vor und bedingen dadurch und durch ihre zunehmende Größe die nämlichen Rückbildungserscheinungen am Entoderm, wie sie für den männlichen Gonophor soeben beschrieben wurden.

Die Ektodermzellen stehen an denjenigen Stellen, an welchen die Eier ins Innere rücken, durch protoplasmatische Fortsätze mit den die Eier umgebenden sternförmigen Zellen in Verbindung. Bezüglich der Entodermzellen ist hervorzuheben, daß sie denjenigen des männlichen Gonophors gleichen, ebenfalls Zoochlorellen enthalten, aber mit einem weit reicheren Dottermaterial versehen sind.

Digitized by Google

Auf einem nur noch wenige Entodermröhren aufweisenden Entwickelungsstadium liegen im Gonophor die Eier in einem durch die sternförmigen Zellen gebildeten weitmaschigen Netze, welches intercelluläre Gewebsflüssigkeit enthält und eine vorzügliche Leitungsbahn für das hier besonders reichlich benötigte Nährmaterial darstellt, da ja die ganze Entwickelung des Embryos bis zur Bildung der Planula im Gonophor abläuft. Später findet dann ebenfalls ein Schwund der als Nährmaterial verwerteten sternförmigen und der übrigen ektodermalen Zellen statt, so daß die Embryonen schließlich frei innerhalb der Gonotheca liegen.

So außerordentlich ähnlich auch die Bildung und Entwickelung der männlichen und der weiblichen Gonophoren verläuft, ist doch auf der anderen Seite ein charakteristischer Gegensatz nicht zu übersehen: Während im männlichen Tier alle in die Gonophorenhöhle einwandernden Ektodermzellen histologisch gleichartig sich verhalten und nach fortgesetzten Teilungen sämtlich zu Ursamenzellen, zu Spermatocyten und füglich zu Spermatosomen und Spermatozoen (Taf. XXVI, Fig. 24a) werden, lassen sich im weiblichen Geschlecht zwei durchaus verschiedene histologische Elemente feststellen, die aus dem Ektodermverband austreten, Elemente, die auch im Verlauf der weiteren Entwickelung sich durchaus verschieden verhalten. Nur die wenigen, histologisch deutlich unterscheidbaren Eizellen sind wirkliche Propagationszellen, die anderen dagegen, die sternförmigen, bindegewebsartigen Elemente, kommen lediglich als Füllzellen der Gonophorenhöhle und als Nährmaterial für die Eier in Betracht. Obwohl aber die physiologische Bedeutung der Füllzellen der weiblichen Gonophoren eine ganz andere ist als die der einwuchernden Ektodermzellen in den männlichen Gemmen, so besteht doch zwischen beiden Zellarten darin eine Uebereinstimmung, daß sie, wie ein Vergleich der Figuren 22 und 23 mit 26 und 28 lehrt, nicht nur in der Gonophorenhöhle, sondern in der gleichen Form auch an den Einwucherungsstellen im ektodermalen oberflächlichen Epithel selbst sich finden und die äußere Wand der Geschlechtsgemmen bilden helfen. Würde man daher auf bestimmten Entwickelungsstadien einen Schnitt durch einen männlichen Gonophor mit einem solchen durch eine weibliche Gemme vergleichen, der zufällig gerade keine Eizellen, wohl aber die einwuchernden sternförmigen Ektodermzellen zeigt, so könnte man versucht sein, diese letzteren und nicht die wahren weiblichen Geschlechtszellen mit den männlichen Fortpflanzungszellen zu homologisieren.

Digitized by Google

Vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Rostock auf Anregung des Herrn Prof. Dr. Seeliger ausgeführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Seeliger für das freundliche Interesse, welches er dem Fortgange der Untersuchungen entgegengebracht, sowie für die jederzeit liebenswürdige Unterstützung den aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. Will zu lebhaftem Danke verpflichtet.

Digitized by Google

Litteraturverzeichnis.

1) Agardh, Tubularia cornea, in Kongl. Vetensk. Akadem. Förhandlingar, Stockholm 1816.
2) Allman, On the anatomy and physiology of Cordylophora, a contribution to our knowledge of the tubularian Zoophytes. In: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1853.
3) Hincks, Further Notes of British Zoophytes with description of new species. In: Annals and Magazine of Natural History, second, Series, Vol. XI, 1853, p. 180.
4) Lindström, Bidrag till kännedomen on Ostersjöns invertebratfauna. In: Öfversigt af Kongl. Vetensk. Akadem. Förhandlingar för 1855, Stockholm 1856, p. 54.
5) Van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique par Van Beneden. Polypes, Bruxelles 1866, p. 124.
6) Kirchenpaur, Die Seetonnen der Elbmündung. In: Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, herausgegeben von dem Naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg, Bd. IV, 3. Abteilung, Hamburg 1862.
7) Schulze, Franz Eilhard, Ueber den Bau und die Entwickelung von Cordylophora lacustris (Allman). Nebst Bemerkungen über Vorkommen und Lebensweise dieses Tieres, Leipzig 1871.
8) Seligo, Das „Prickmoos" des frischen Haffes (Cordylophora lacustris Allm.). In: Mitteilungen des Deutschen Seefischerei-Vereins, Bd. XIII, p. 446, Berlin 1897.
9) Weltner, W., in: Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, No. 6 u. 8, 1892.
10) Will, L., Ueber das Vorkommen und die Wanderung der Cordylophora lacustris in der Warnow bei Rostock. Sitz.-Ber. d. naturforsch. Ges. Rostock, Sitz. v. 24. April 1891. In: Arch. d. Freunde der Naturgesch. Meckl., 1891.
11) Zernecke, Cordylophora lacustris, der Keulenträgerpolyp. In: Zoolog. Garten, 1895, 36. Jahrg., No. 10 u. 11.
12) Driesch, Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung. In: Biolog. Centralblatt, Bd. XI, No. 1.
13) — Tektonische Studien an Hydroidpolypen. In: Jenaische Zeitsch. f. Naturwissenschaften, Bd. XXIV, Heft 1 u. 4.

Digitized by Google

14) Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich als Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe, Jena 1883.
15) Riehm, Cordylophora lacustris aus der Saale. In: Korrespondenzblatt d. nat. Ver. Sachs. u. Thüring., 1892.
16) Agassiz, in: Contributions to the natural history of the United States, Vol. IV, 1862.
17) Seeliger, O., Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. In: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. LVIII, Heft 1.
18) Wesenberg-Lund, Om Forekomsten af Cordylophora lacustris i danske Ferskvande, Kjöbenhavn 1895.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

az Aus dem epithelialen Verband austretende Zellen.
bl Blatt einer Wasserpflanze.
cd Cnidocil.
chr Chromatinkörner.
ci Cilie (Basalstück derselben).
dk Dunkler gefärbtes Korn.
do Dotterkörner.
drz Drüsenzellen.
ect Ektoderm.
ectf Ektodermzellenfortsatz.
ent Entoderm.
f Nesselfaden.
ggz Ganglienzelle.
kdrz Körnige Drüsenzelle.
l Mückenlarven-Querschnitt.
lgm Längsmuskulatur.
n Nucleus.
nk Nesselkapseln.
no Nucleolus.
ov Eizellen.
pd Periderm.
pdz Peridermzapfen.
pr. ect Proliferierendes Ektoderm.
rgm Ringmuskulatur.
sh Sinneshaar.
sp Männliche Geschlechtszellen.
st. ect Sternförmige Ektodermzellen.
stg Stützgallerte.
stl Stilette.
stz Stützzellen.
zo Zoochlorellen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Seitenhydranth mit männlichem Gonophor *g* und Gonophorenanlage g_1. Lupenvergrößerung.

Fig. 2. Zwei Endhydranthen *a* und *b*. Lupenvergrößerung.

Fig. 3. Brackwasserstöckchen. *a* Seitenstamm I. Ord.; *b* Seitenstamm II. Ord.; *c* Seitenstamm III. Ord. Natürliche Größe.

Fig. 4. Süßwasserkolonie. 2 : 1.

Fig. 5. Hydranth mit Mückenlarve im Gastralraum. Vergr. 20 : 1.

Fig. 6. Hydranth, Mückenlarve fressend. Lupenvergrößerung.

Fig 7. Querschnitt durch die obere Proboscisregion. 5 Entodermwülste. Vergr. 390 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch den Grund der Proboscis. 10 Wülste. Vergr. 275 : 1.

Fig. 8a. Ein Wulst des vorigen Querschnittes bei Vergr. 800 : 1.

Digitized by Google

Tafel XXIV.

Fig. 9. Querschnitt durch die Tentakelregion eines Hydranthen mit Mückenlarve im Gastralraum. Vergr. 85 : 1.

Fig. 9a. Teil des abgeflachten Ekto- und Entoderms des vorigen Querschnittes bei Vergr. 570 : 1.

Fig. 9b. Längsschnitt durch einen Hydranthen (Grund der Proboscisregion). Vergr. 1000 : 1.

Fig. 9c. Längsschnitt durch einen Hydranthen (Tentakelregion). Vergr. 570 : 1

Fig. 10. Querschnitt (etwas schräg geführt) durch die Tentakelregion. Vergr. 275 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch den oberen Teil der Basalregion. Vergr. 275 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Grund der Basalregion. Vergr. 275 : 1.

Fig. 13—13c. Längsschnitte aus allen Regionen des Hydranthen. Vergr. 275 : 1.

Fig. 14. Querschnitt durch die Tentakelregion, gleichzeitig ein Tentakel längs getroffen. Vergr. 275 : 1.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Tentakel. Vergr. 390 : 1.

Fig. 15a. Kern der Entodermzelle aus dem vorigen Schnitt bei Vergr. 1000 : 1.

Fig. 16. Ektodermzelle aus dem Tentakel. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 16a und b. Tentakel-Ektodermzellen mit Nesselkapseln. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 16c. Nesselkapsel mit ausgeschleudertem Faden. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 16d. Längsschnitt durch die Tentakelspitze. Vergr. 800 : 1.

Tafel XXV.

Fig. 17. Tentakel mit Nesselkapselspirale. Vergr. 570 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch die Keimzone eines Hydranthen. Vergr. 275 : 1.

Fig. 19. Längsschnitt durch den Hydrocaulus. Vergr. 570 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Hydrocaulus. Vergr. 275 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch die Hydrorhiza, welche dem Blatte einer Wasserpflanze aufsitzt. Vergr. 275 : 1.

Fig. 22. Längsschnitt durch einen männlichen Gonophor; junges Stadium. Vergr. 275 : 1.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen männlichen Gonophor; mittleres Stadium. Stiel längs getroffen. Vergr. 275 : 1.

Tafel XXVI.

Fig. 24. Längsschnitt durch einen männlichen Gonophor; altes Stadium. Vergr. 105 : 1.

Digitized by Google

Fig. 24a. Teil desselben Längsschnittes; Geschlechtszellen auf verschiedenen Entwickelungsstadien bei Vergr. 1000 : 1. Daneben 2 abgeflachte Ektodermzellen bei Vergr. 1000 : 1.

Fig. 25. Längsschnitt durch einen weiblichen Gonophor; junges Stadium. Stiel quer getroffen. Vergr. 275 : 1.

Fig. 26. Längsschnitt durch einen weiblichen Gonophor; mittleres Stadium. Stiel quer getroffen. Vergr. 275 : 1.

Fig. 27. Querschnitt durch einen weiblichen Gonophor; junges Stadium. Vergr. 390 : 1.

Fig. 28. Längsschnitt durch einen weiblichen Gonophor; altes Stadium. Vergr. 275 : 1.

Sämtliche Zeichnungen, mit Ausnahme der Figuren 3 und 4, sind mit der Camera lucida entworfen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2244

Digitized by Google

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Skutsch, Dr. Felix, Professor an der Univers. Jena, **Geburtshilfliche Operationslehre.** Mit 145 Abbildungen im Text. 1901. Preis: brosch. 8 Mark, geb. 9 Mark.

Verworn, Max, Dr. med. et phil., o. Professor der Physiologie an der Universität Göttingen, **Allgemeine Physiologie.** Ein Grundriss der Lehre vom Leben. **Dritte neu bearbeitete Auflage.** Mit 295 Abbildungen. 1901. Preis: brosch. 15 Mark, gebunden 17 Mark.

Deutsche med. Wochenschrift Nr. 11 1898 sagt über die zweite Auflage:

. . . Der wesentliche Vorzug des Buches liegt unseres Erachtens einmal in der einheitlichen Behandlung eines wichtigen Gegenstandes, die, wir wiederholen es, dem Verfasser vortrefflich gelungen ist. Denn er hat es verstanden, geradezu packend zu schreiben, so dass man das Buch nicht leicht beiseite legen wird, wenn man irgend einen Abschnitt aus ihm zu lesen angefangen hat. Man wird ihn mit Spannung zu Ende lesen, mag man in allen Punkten mit dem Verfasser übereinstimmen oder nicht.

— **Die Aufgaben des physiologischen Unterrichts.** Rede gehalten bei Beginn der physiologischen Vorlesungen an der Universität Göttingen im April 1901. Preis: 60 Pf.

Walther, Joh., Professor an der Universität Jena, **Geologische Heimatskunde von Thüringen.** Mit 43 Figuren und 16 Profilen im Text. 1902. Preis: brosch. 2 Mark 40 Pf., geb. 3 Mark.

Inhalt: I. Bilder aus der Urgeschichte. II. Geologische Wanderungen. III. Die Verbreitung nutzbarer Gesteine in Thüringen. IV. Wörterbuch der Fachausdrücke. V. Verzeichnis der Ortsnamen.

Weismann, Prof. August, **Vorträge über Descendenztheorie,** gehalten an der Universität Freiburg i. B. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 2 Bände. 1902. Preis: 20 Mark, elegant geb. 22 Mark 50 Pf.

Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzüchtung. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehungen auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimicry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften oder Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Histonalselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medium-Einflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Bildung abgegrenzter Arten. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Schluss.

Wiedersheim, Dr. Robert, o. ö. Prof. der Anatomie und vergleich. Anatomie, Direktor des anatom. Instituts der Universität Freiburg i. Br., **Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** Für Studierende bearbeitet. **Fünfte, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere".** Mit 1 lithograph. Tafel und 379 Textabbildungen in 711 Einzeldarstellungen. 1902. Preis: 16 Mark.

Ziegler, Dr. Heinrich Ernst, Professor an der Universität Jena, **Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.**

Vortrag gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg am 26. Sept. 1901, mit Anmerkungen und Zusätzen herausgegeben. 1902. Preis: 1 Mark 50 Pf.

— **Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere** in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. 1902. Preis: 10 Mark, gebd. 11 Mark.

Digitized by Google

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

In meinem Verlage begann zu erscheinen:

Zeitschrift

für

Allgemeine Physiologie

herausgegeben von

Dr. Max Verworn,

Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts an d. Universität Göttingen.

Erscheint in zwanglosen Heften, die zu Bänden von 30 Bogen Text und 15 Tafeln (oder entsprechendem Ausgleich).

Preis eines Bandes 24 Mark.

Einzelne Hefte werden nicht abgegeben.

Die **Zeitschrift für Allgemeine Physiologie** ist eine rein wissenschaftliche Fachzeitschrift, die dem Physiologen sowohl wie dem Anatomen und Pathologen, dem Zoologen sowohl wie dem Botaniker und Chemiker dienstbar sein soll zur Anregung und Entwicklung allgemein biologischer Grundanschauungen. Sie bringt in erster Linie Originaluntersuchungen, die zur Behandlung irgend eines allgemein-physiologischen Problems in engerer Beziehung stehen.

Die Arbeiten der Zeitschrift werden die sämtlichen Kapitel der allgemeinen Physiologie umfassen: Die allgemeinen morphologischen, physikalischen und chemischen Eigenschaften der lebendigen Organismen, die allgemeinen Lebenserscheinungen des Stoffwechsels, der Energetik und der Formbildung, die allgemeinen Lebensbedingungen, die Erscheinungen des latenten Lebens und die Erscheinungen des Todes, die Wirkungen der Reize und die Gesetze der Erregung, Lähmung und Hemmung, die Mechanik des Zellebens und der Vorgänge im Zellenstaat etc.

Um dem Leser dauernd einen möglichst vollständigen Ueberblick über den jeweiligen Stand und die Entwicklung der allgemein-physiologischen Probleme zu geben, enthält die Zeitschrift auch einen referierenden Teil, in dem über die wichtigsten allgemein-physiologischen Arbeiten aus anderen Zeitschriften berichtet und zusammenfassende Uebersichtsreferate über einzelne Themata gegeben werden.

Die Zeitschrift für allgemeine Physiologie ist durch jede Buchhandlung Deutschlands und des Auslandes oder durch den Verlag von Gustav Fischer in Jena zu beziehen.

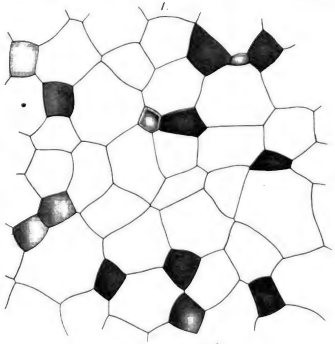
Der Inhalt der bisher erschienenen Hefte ist folgender:

H. 1. Verworn, Max, Einleitung. Winterstein, Hans, Zur Kenntnis der Narkose. Dungern, Emil Freih. v., Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Friedenthal, Hans, Ueber die Reaktion des Blutserums der Wirbeltiere und die Reaktion der lebendigen Substanz im allgemeinen. Wallengren, Hans, Inanitionserscheinungen der Zelle. Boruttau, H., Alte und neue Vorstellungen über das Wesen der Nervenleitung.

H. 2. Winterstein, Hans, Ueber die Wirkung der Wärme auf den Biotonus der Nervencentren. Joseph, H. und Prowazek, S., Versuche über die Einwirkung von Röntgen-Strahlen auf einige Organismen, besonders auf ihre Plasmathätigkeit. Biedermann, W., Ueber die Bedeutung von Krystallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Krehl, L., Die Lehre vom Fieber auf Grund der neueren Arbeiten.

H. 3.4. Stolz, Antonin, Ueber das Verhalten des Neutralrots im lebendigen Protoplasma. Nach Versuchen mit Amoeba proteus. Gerassimow, J. J., Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Jensen, Paul, Einige allgemein-physiologische Begriffe. von Bayer, Hans, Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Rhumbler, L., Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts. I. Teil. Aschoff, Ludwig, Ehrlichs Seitenkettentheorie und ihre Anwendung auf die künstlichen Immunisierungsprozesse.

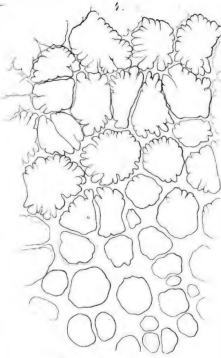
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 2214



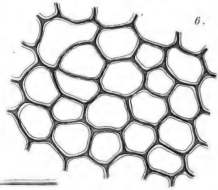
Digitized by Google

3.

4.



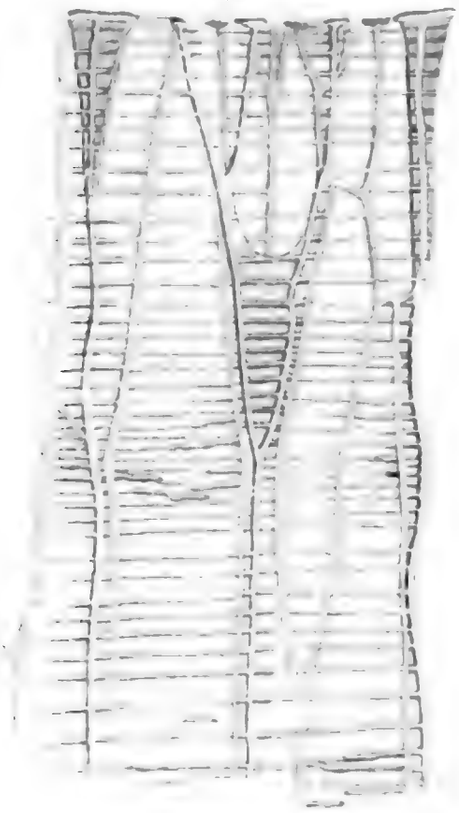
6.



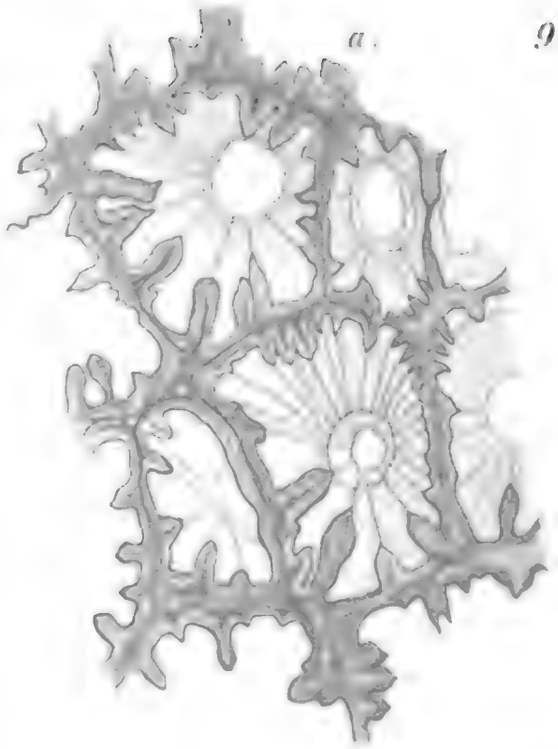
5.

Digitized by Google

7.

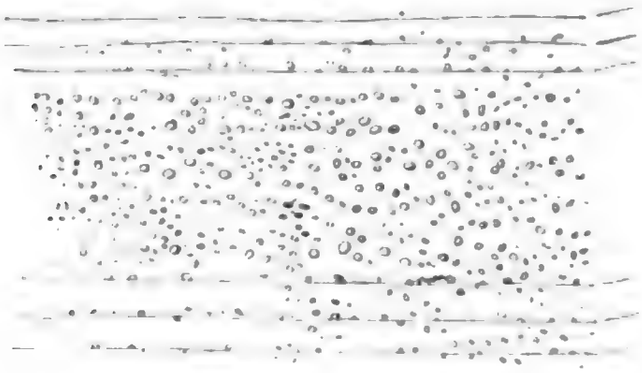


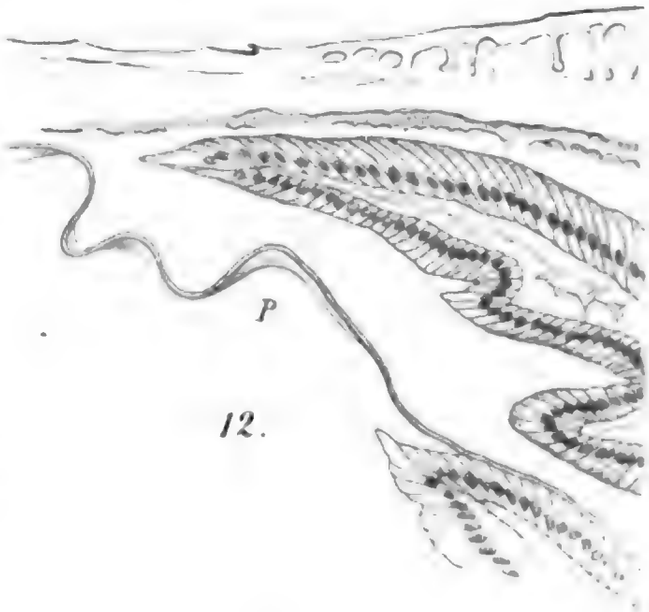
a.



9.

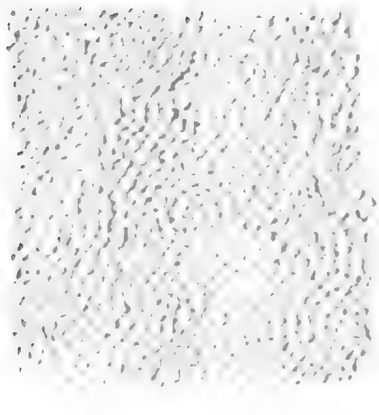
8.

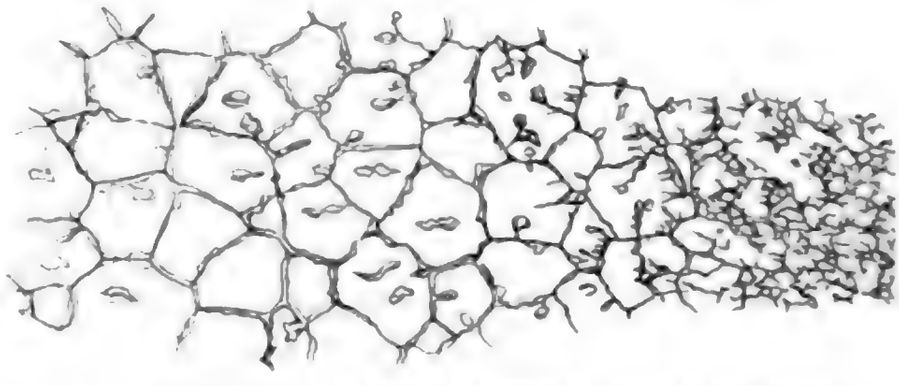




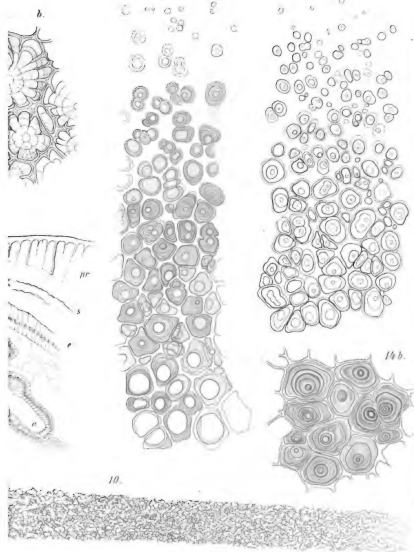
12.

11.



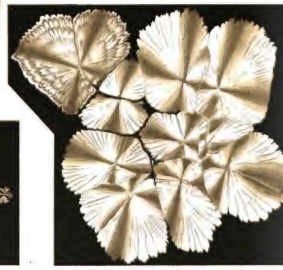


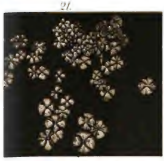
Digitized by Google


b.
14 a.
15.
m
s
e
14 b.
10.

Digitized by Google

Digitized by Google



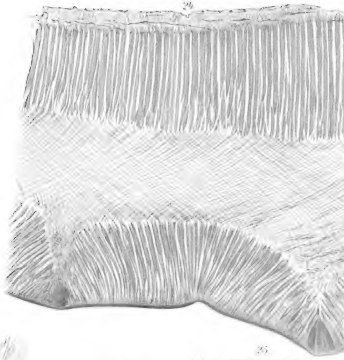


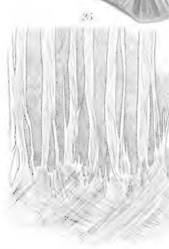
Digitized by Google

Digitized by Google

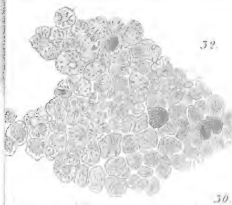
Digitized by Google

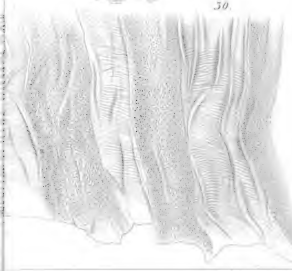
27.
23.
26.
28.





Digitized by Google

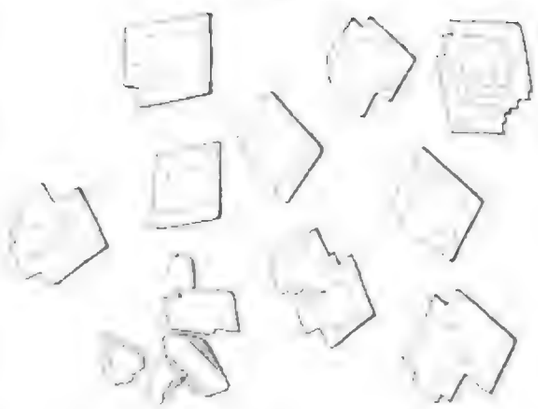


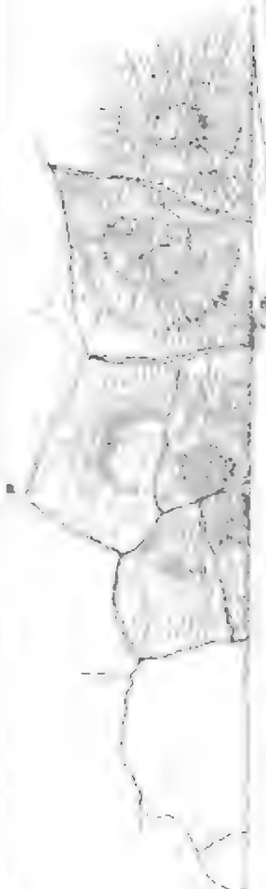


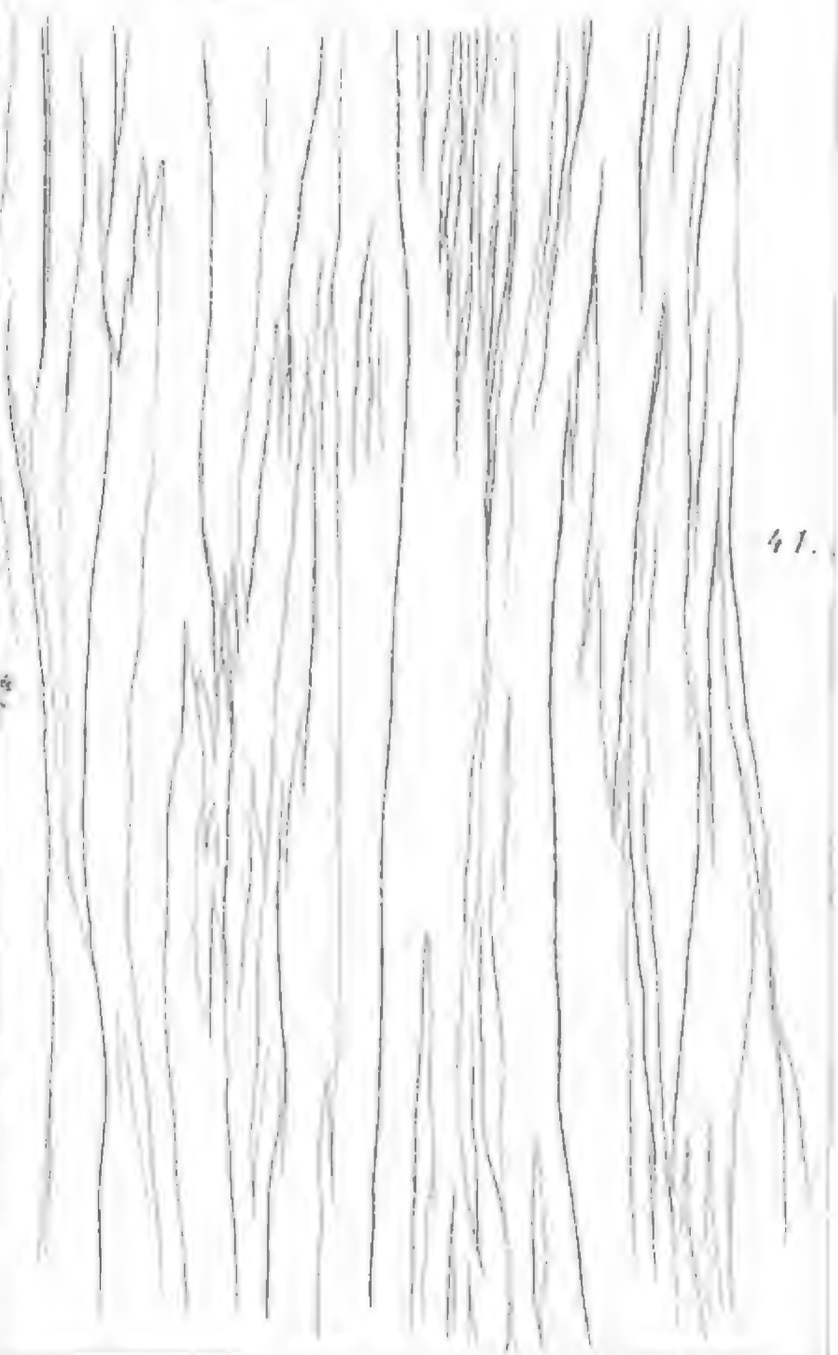
Digitized by Google

Digitized by Google

40







41.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 3

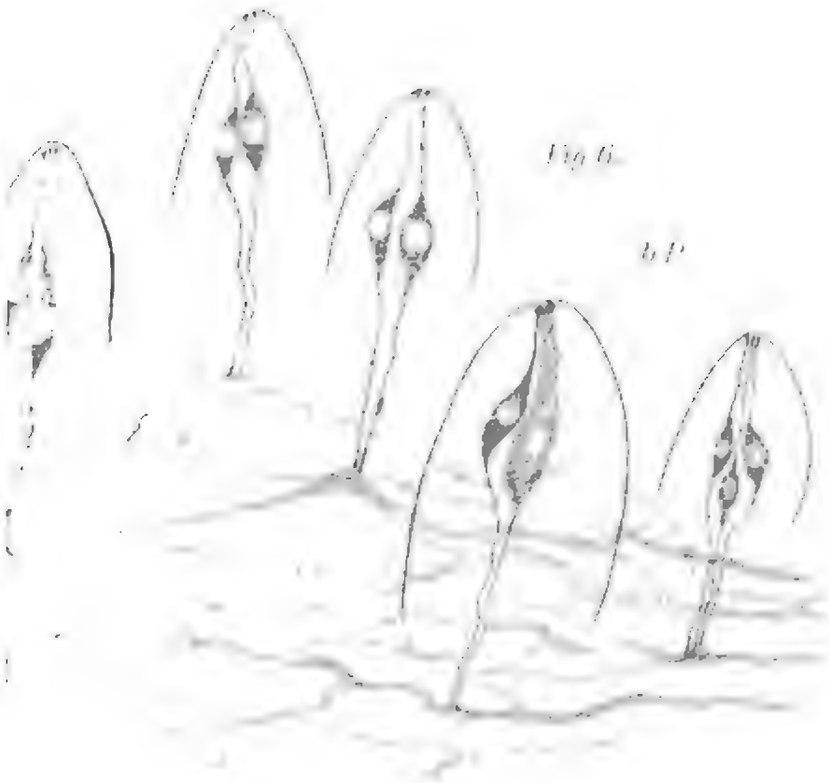


Fig 6.

Fig 4

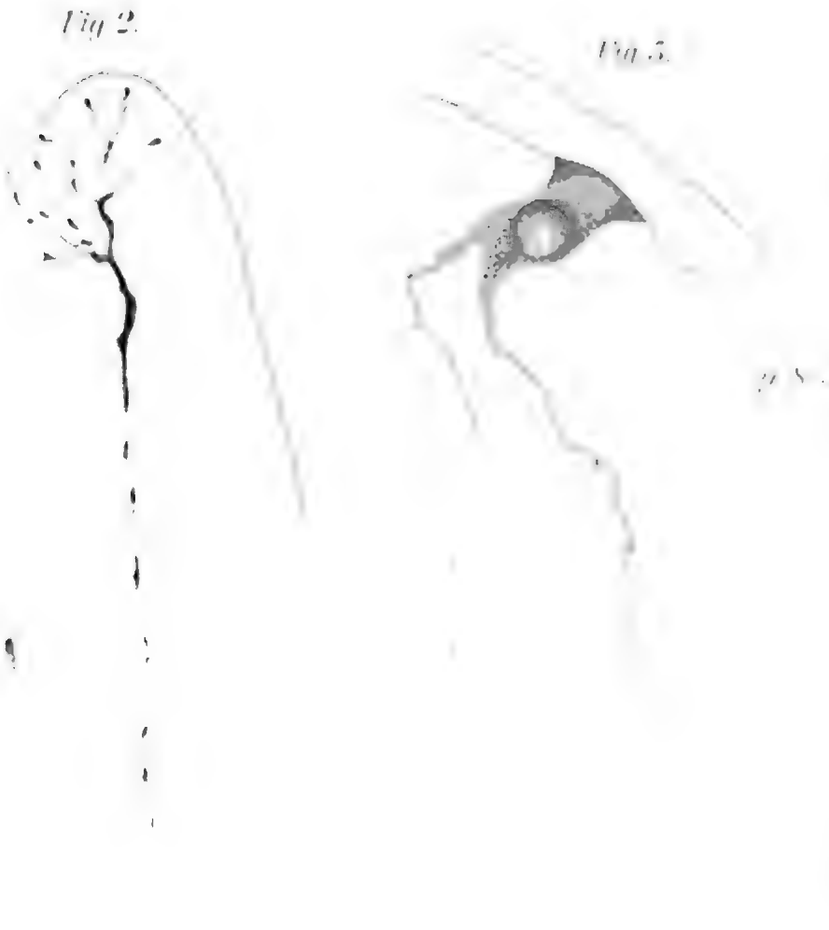


Fig 2.

Fig 3.

Fig. 16.

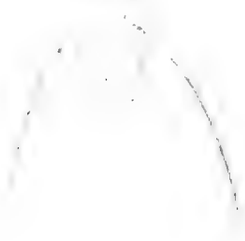


Fig. 7.

Fig. 12.

Fig. 15.

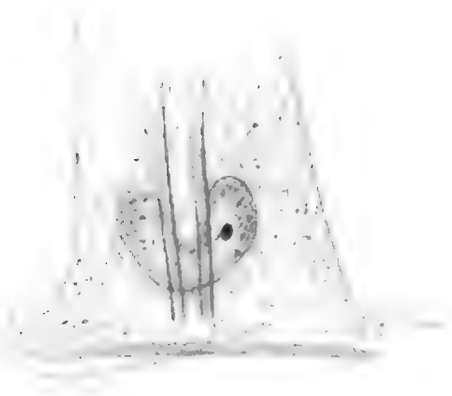


Fig. 13.

Fig. 8.

Fig. 9.

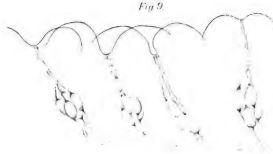
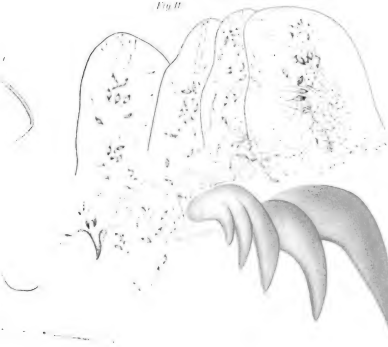
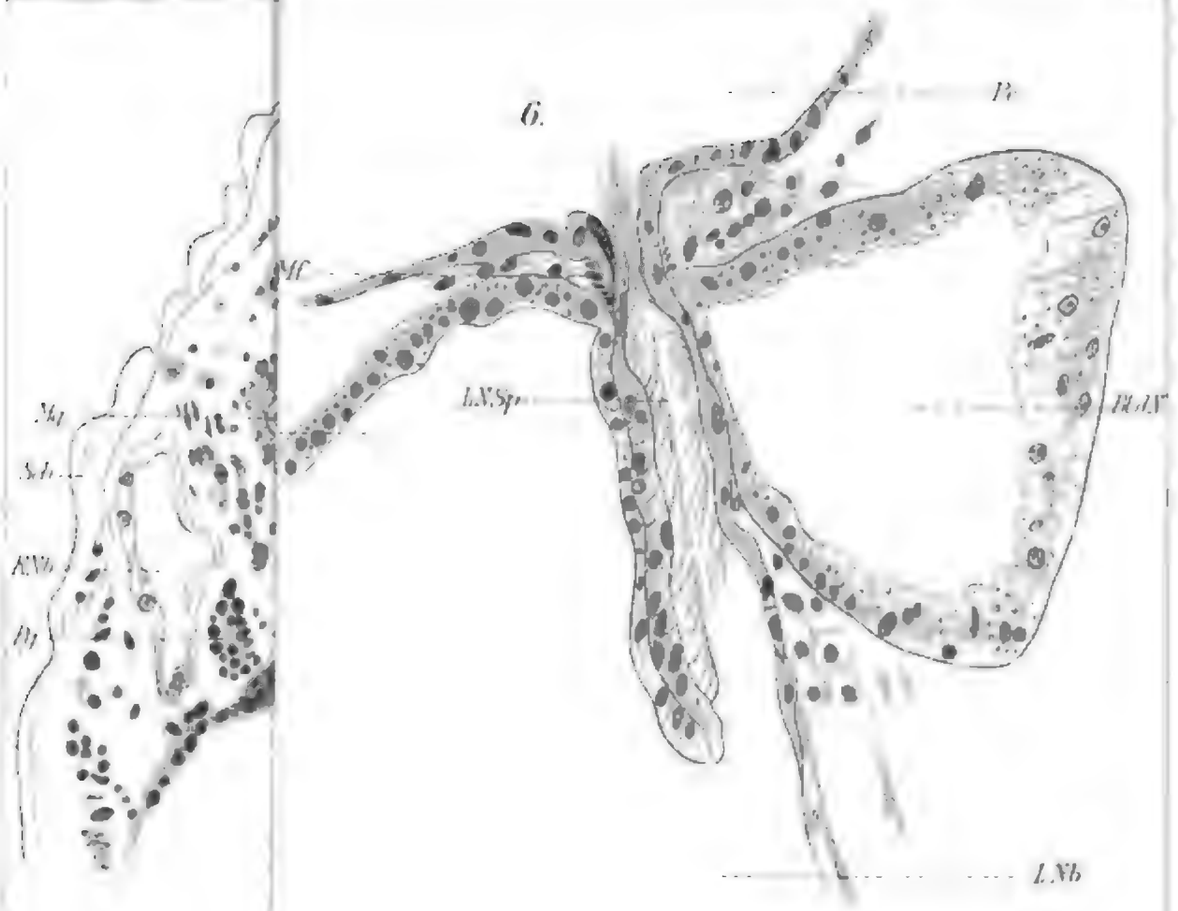


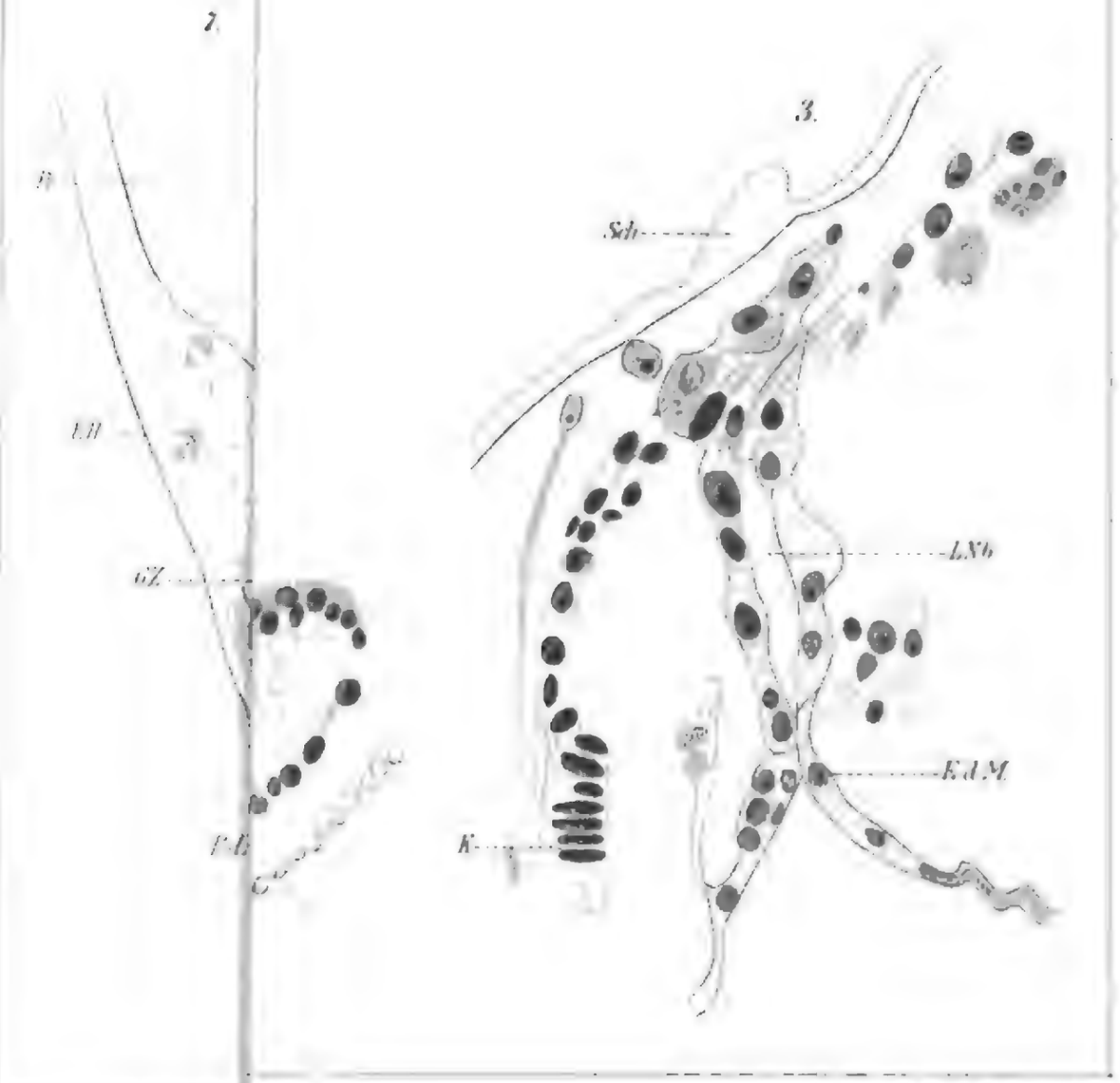
Fig. 9.

Fig. 10.



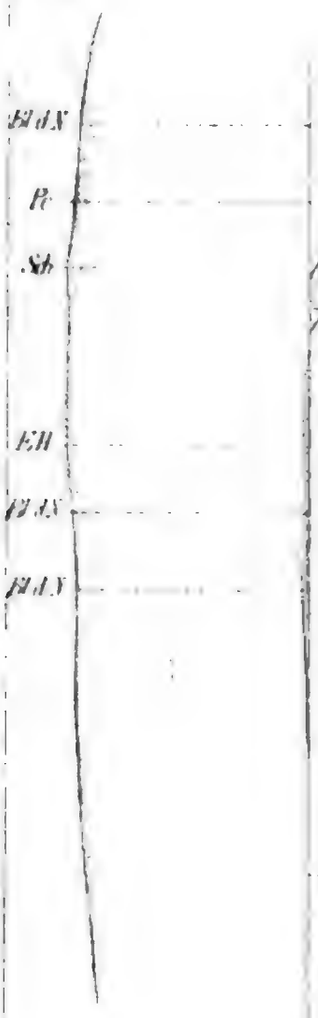
Google


6.
Pc
MC
LN.Sp
RAV
Mu
Sch
KNb
Hy
LNb

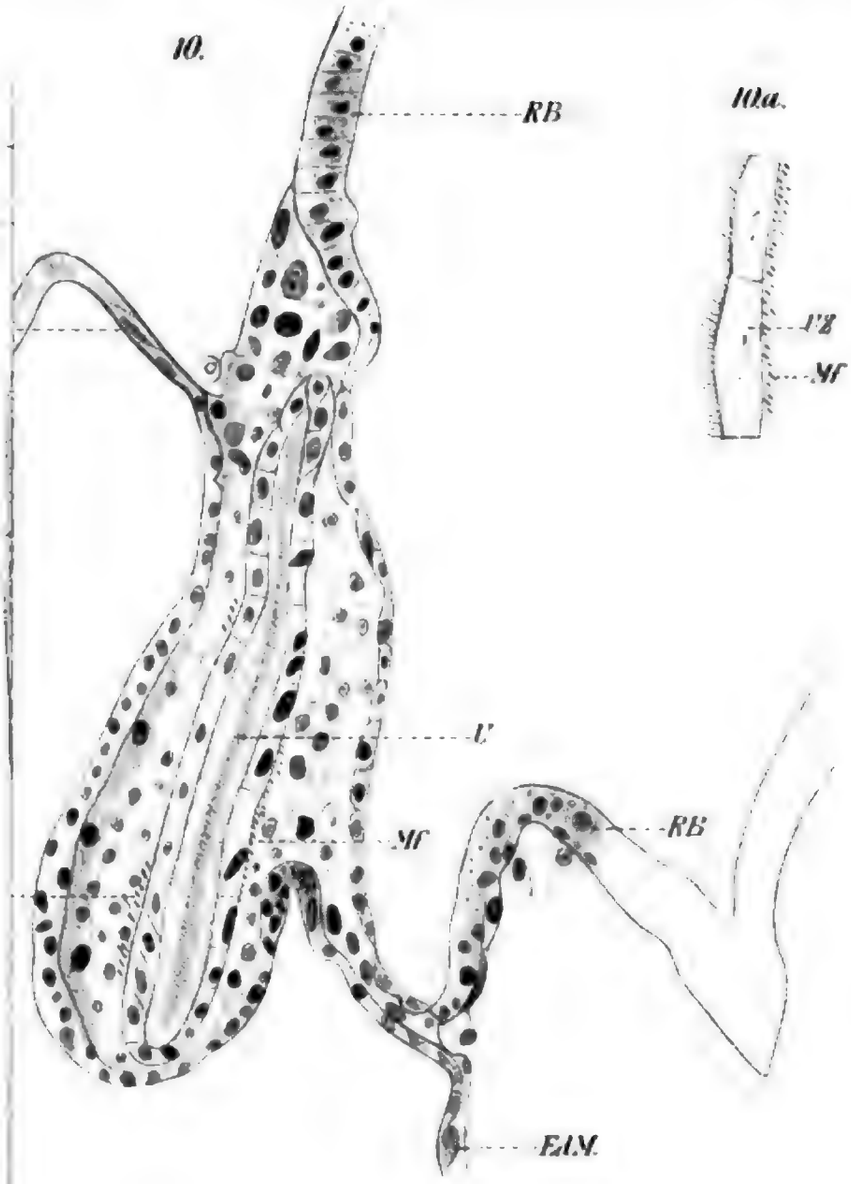

7.
3.
Sch
LH
LNb
EdM
K

Digitized by Google

8.


Bl d.N
Pc
Sb
EH
Bl d.V
Bl d.V

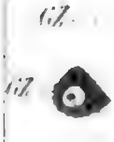
10.


RB
V
MC
RB
Ed.M.

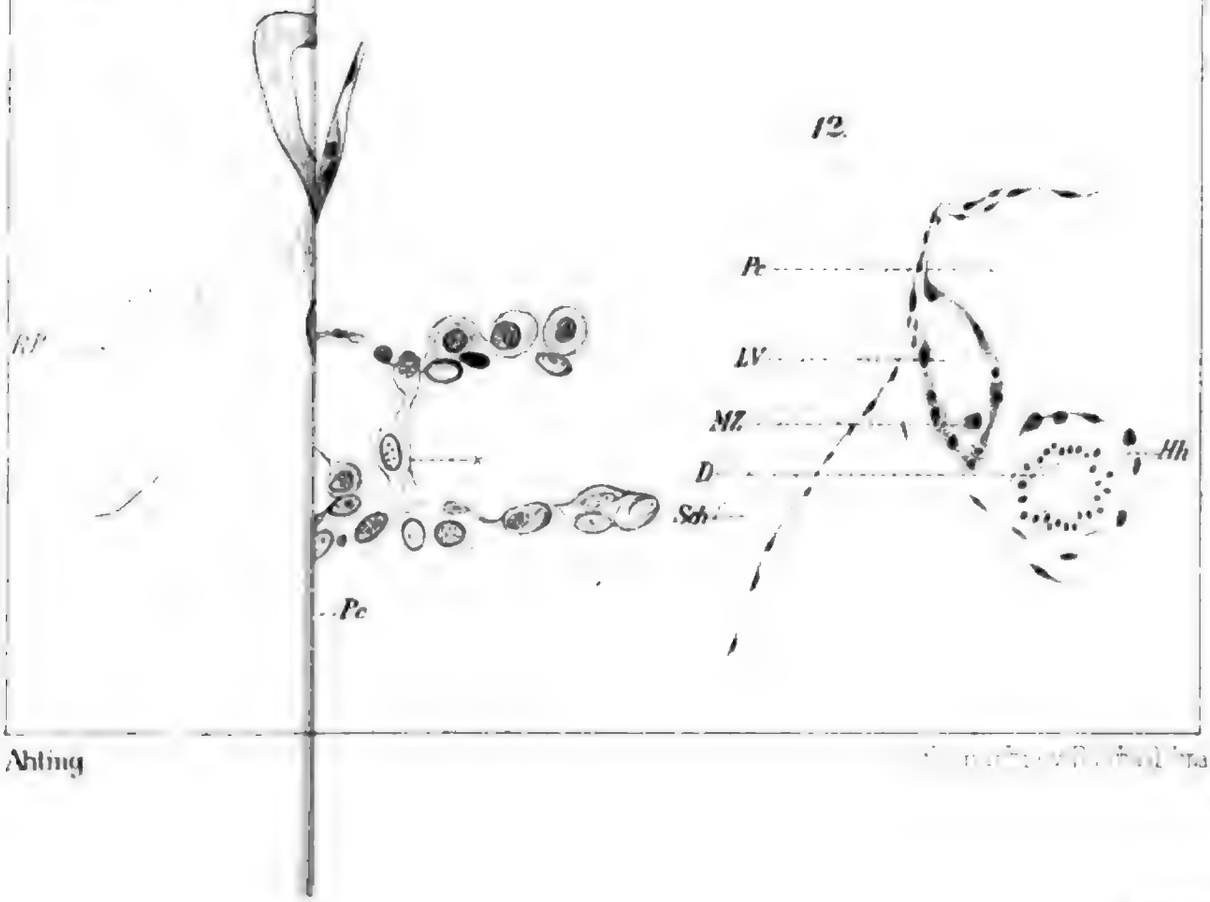
10a.

VZ
MC

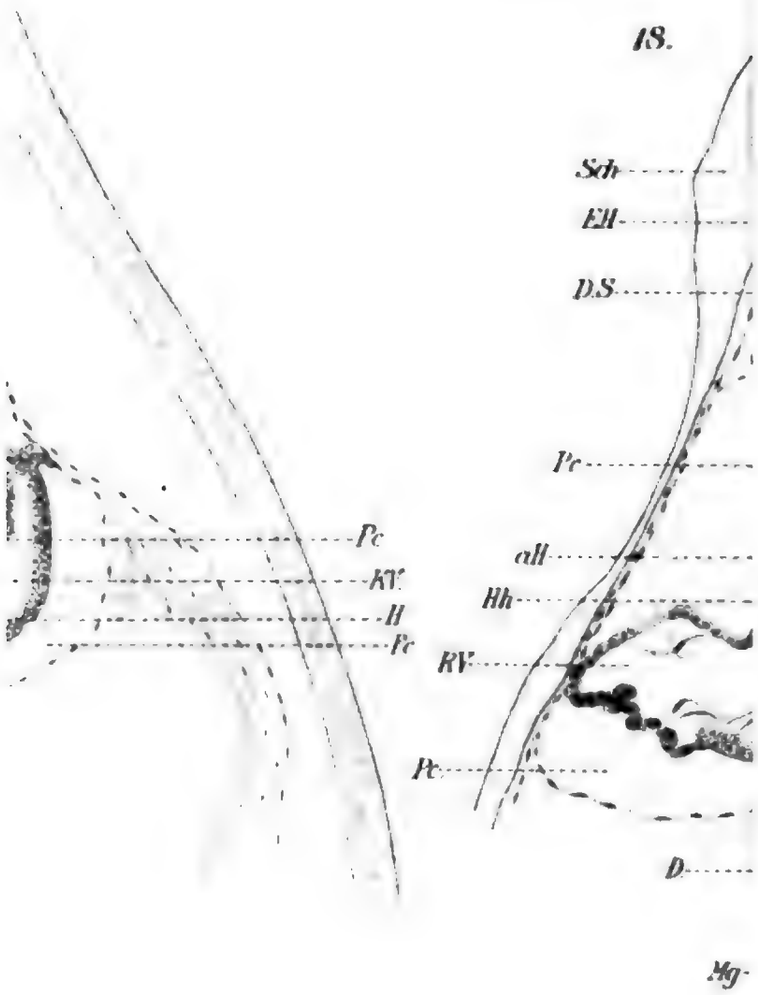
9.

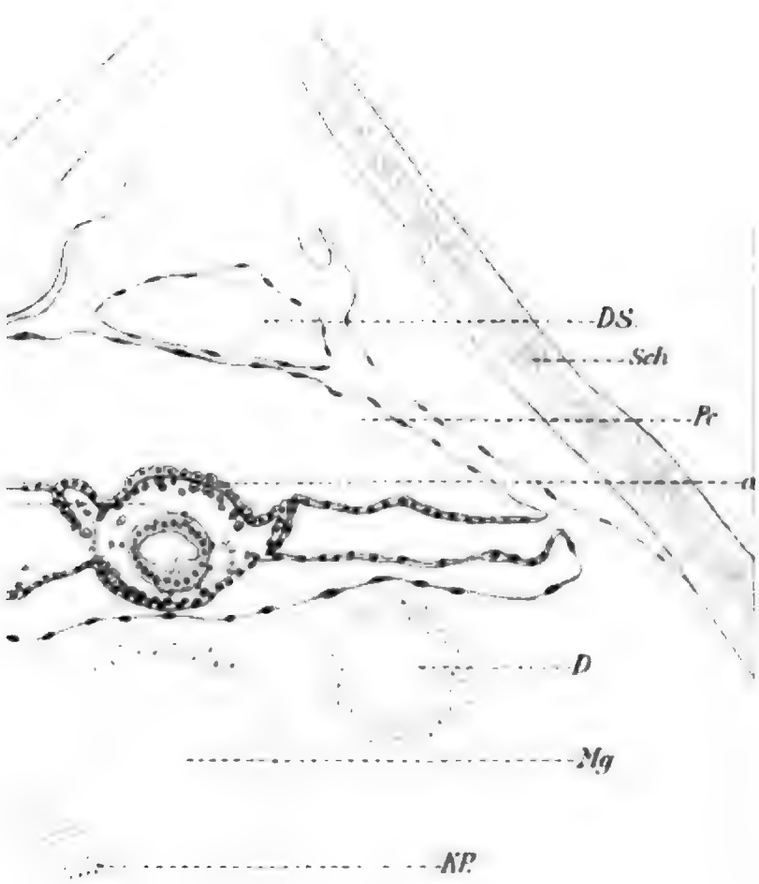

GZ
GZ

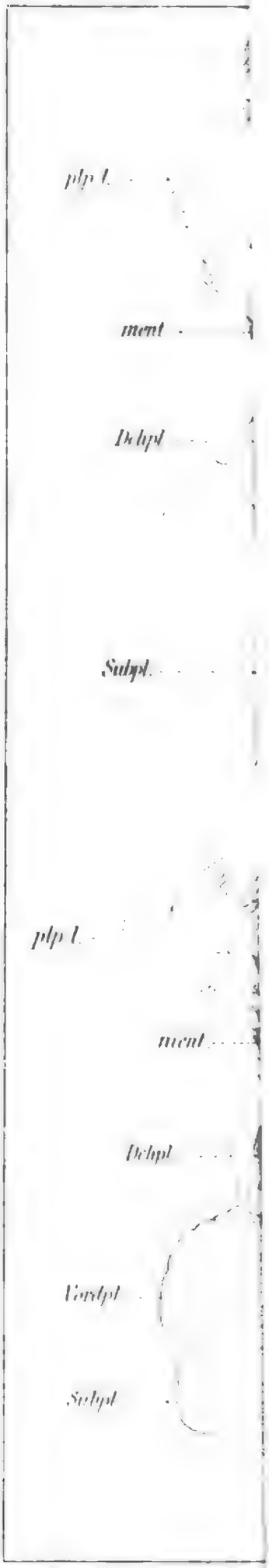
12.


RP
Pc
LV
MZ
D
Sb
Hh
Pc

Digitized by Google


18.
Sch
Ell
D.S
Pc
all
Hh
RV
Pc
D
Mg
Pc
KV
H
Pc

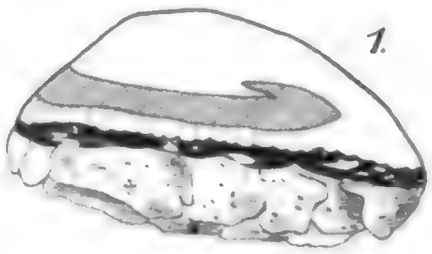

D.S
Sch
Pc
D
Mg
KP

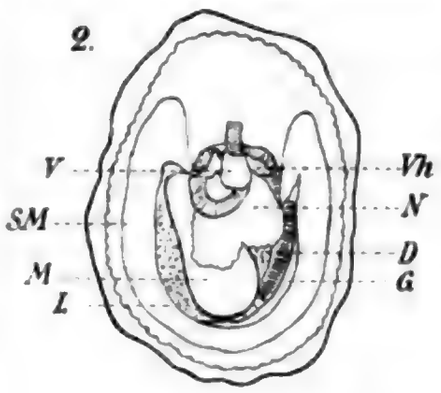


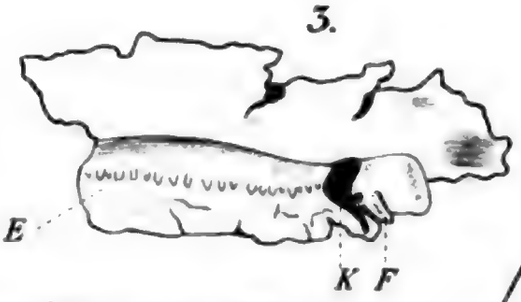
Digitized by Google

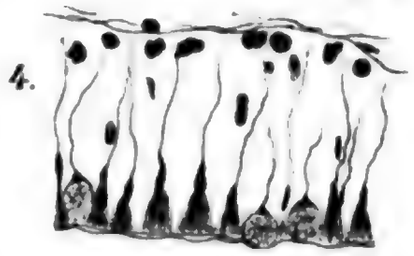
Digitized by Google

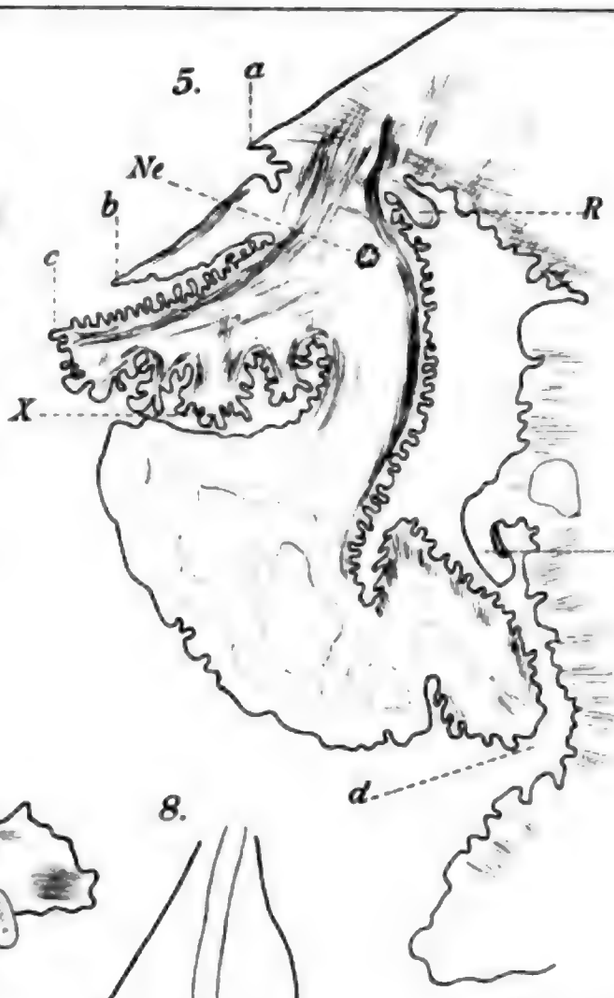
Digitized by Google

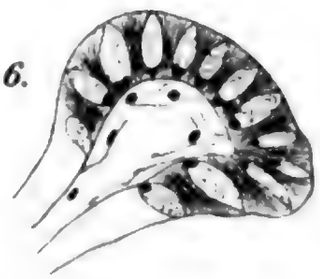


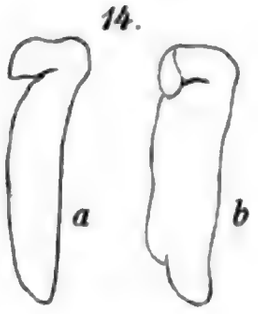


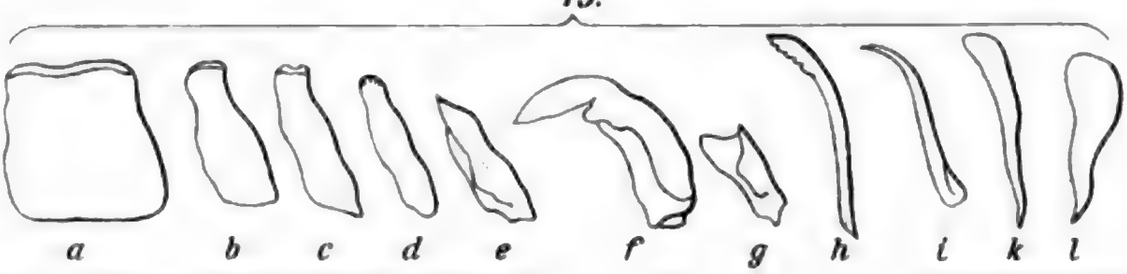




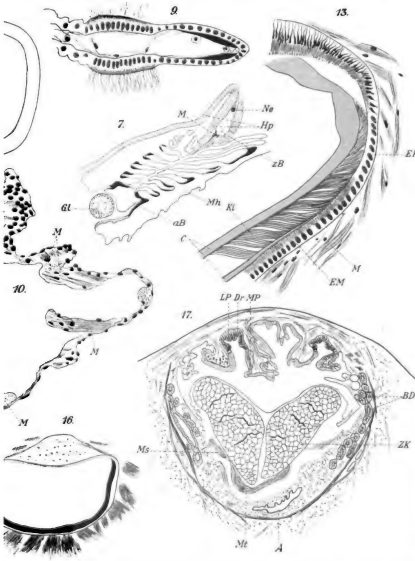








Digitized by Google



scher, Jena.

Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

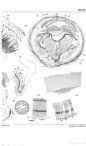
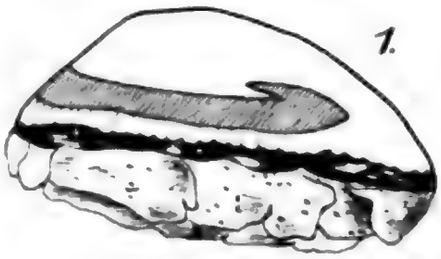
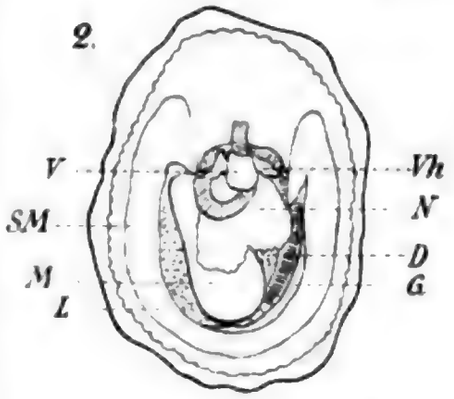


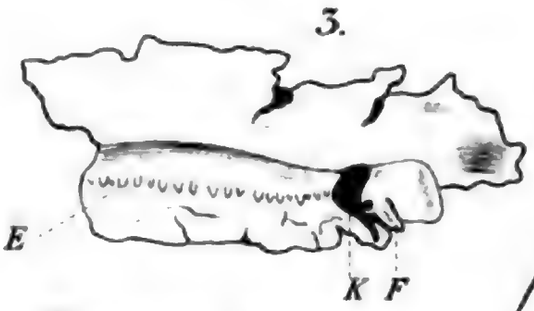
Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61
Fig. 62
Fig. 63
Fig. 64
Fig. 65
Fig. 66
Fig. 67
Fig. 68
Fig. 69
Fig. 70
Fig. 71
Fig. 72
Fig. 73
Fig. 74
Fig. 75
Fig. 76
Fig. 77
Fig. 78
Fig. 79
Fig. 80
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 83
Fig. 84
Fig. 85
Fig. 86
Fig. 87
Fig. 88
Fig. 89
Fig. 90
Fig. 91
Fig. 92
Fig. 93
Fig. 94
Fig. 95
Fig. 96
Fig. 97
Fig. 98
Fig. 99
Fig. 100
Fig. 101
Fig. 102
Fig. 103
Fig. 104
Fig. 105
Fig. 106
Fig. 107
Fig. 108
Fig. 109
Fig. 110
Fig. 111
Fig. 112
Fig. 113
Fig. 114
Fig. 115
Fig. 116
Fig. 117
Fig. 118
Fig. 119
Fig. 120
Fig. 121
Fig. 122
Fig. 123
Fig. 124
Fig. 125
Fig. 126
Fig. 127
Fig. 128
Fig. 129
Fig. 130
Fig. 131
Fig. 132
Fig. 133
Fig. 134
Fig. 135
Fig. 136
Fig. 137
Fig. 138
Fig. 139
Fig. 140
Fig. 141
Fig. 142
Fig. 143
Fig. 144
Fig. 145
Fig. 146
Fig. 147
Fig. 148
Fig. 149
Fig. 150
Fig. 151
Fig. 152
Fig. 153
Fig. 154
Fig. 155
Fig. 156
Fig. 157
Fig. 158
Fig. 159
Fig. 160
Fig. 161
Fig. 162
Fig. 163
Fig. 164
Fig. 165
Fig. 166
Fig. 167
Fig. 168
Fig. 169
Fig. 170
Fig. 171
Fig. 172
Fig. 173
Fig. 174
Fig. 175
Fig. 176
Fig. 177
Fig. 178
Fig. 179
Fig. 180
Fig. 181
Fig. 182
Fig. 183
Fig. 184
Fig. 185
Fig. 186
Fig. 187
Fig. 188
Fig. 189
Fig. 190
Fig. 191
Fig. 192
Fig. 193
Fig. 194
Fig. 195
Fig. 196
Fig. 197
Fig. 198
Fig. 199
Fig. 200
Fig. 201
Fig. 202
Fig. 203
Fig. 204
Fig. 205
Fig. 206
Fig. 207
Fig. 208
Fig. 209
Fig. 210
Fig. 211
Fig. 212
Fig. 213
Fig. 214
Fig. 215
Fig. 216
Fig. 217
Fig. 218
Fig. 219
Fig. 220
Fig. 221
Fig. 222
Fig. 223
Fig. 224
Fig. 225
Fig. 226
Fig. 227
Fig. 228
Fig. 229
Fig. 230
Fig. 231
Fig. 232
Fig. 233
Fig. 234
Fig. 235
Fig. 236
Fig. 237
Fig. 238
Fig. 239
Fig. 240
Fig. 241
Fig. 242
Fig. 243
Fig. 244
Fig. 245
Fig. 246
Fig. 247
Fig. 248
Fig. 249
Fig. 250
Fig. 251
Fig. 252
Fig. 253
Fig. 254
Fig. 255
Fig. 256
Fig. 257
Fig. 258
Fig. 259
Fig. 260
Fig. 261
Fig. 262
Fig. 263
Fig. 264
Fig. 265
Fig. 266
Fig. 267
Fig. 268
Fig. 269
Fig. 270
Fig. 271
Fig. 272
Fig. 273
Fig. 274
Fig. 275
Fig. 276
Fig. 277
Fig. 278
Fig. 279
Fig. 280
Fig. 281
Fig. 282
Fig. 283
Fig. 284
Fig. 285
Fig. 286
Fig. 287
Fig. 288
Fig. 289
Fig. 290
Fig. 291
Fig. 292
Fig. 293
Fig. 294
Fig. 295
Fig. 296
Fig. 297
Fig. 298
Fig. 299
Fig. 300
Fig. 301
Fig. 302
Fig. 303
Fig. 304
Fig. 305
Fig. 306
Fig. 307
Fig. 308
Fig. 309
Fig. 310
Fig. 311
Fig. 312
Fig. 313
Fig. 314
Fig. 315
Fig. 316
Fig. 317
Fig. 318
Fig. 319
Fig. 320
Fig. 321
Fig. 322
Fig. 323
Fig. 324
Fig. 325
Fig. 326
Fig. 327
Fig. 328
Fig. 329
Fig. 330
Fig. 331
Fig. 332
Fig. 333
Fig. 334
Fig. 335
Fig. 336
Fig. 337
Fig. 338
Fig. 339
Fig. 340
Fig. 341
Fig. 342
Fig. 343
Fig. 344
Fig. 345
Fig. 346
Fig. 347
Fig. 348
Fig. 349
Fig. 350
Fig. 351
Fig. 352
Fig. 353
Fig. 354
Fig. 355
Fig. 356
Fig. 357
Fig. 358
Fig. 359
Fig. 360
Fig. 361
Fig. 362
Fig. 363
Fig. 364
Fig. 365
Fig. 366
Fig. 367
Fig. 368
Fig. 369
Fig. 370
Fig. 371
Fig. 372
Fig. 373
Fig. 374
Fig. 375
Fig. 376
Fig. 377
Fig. 378
Fig. 379
Fig. 380
Fig. 381
Fig. 382
Fig. 383
Fig. 384
Fig. 385
Fig. 386
Fig. 387
Fig. 388
Fig. 389
Fig. 390
Fig. 391
Fig. 392
Fig. 393
Fig. 394
Fig. 395
Fig. 396
Fig. 397
Fig. 398
Fig. 399
Fig. 400
Fig. 401
Fig. 402
Fig. 403
Fig. 404
Fig. 405
Fig. 406
Fig. 407
Fig. 408
Fig. 409
Fig. 410
Fig. 411
Fig. 412
Fig. 413
Fig. 414
Fig. 415
Fig. 416
Fig. 417
Fig. 418
Fig. 419
Fig. 420
Fig. 421
Fig. 422
Fig. 423
Fig. 424
Fig. 425
Fig. 426
Fig. 427
Fig. 428
Fig. 429
Fig. 430
Fig. 431
Fig. 432
Fig. 433
Fig. 434
Fig. 435
Fig. 436
Fig. 437
Fig. 438
Fig. 439
Fig. 440
Fig. 441
Fig. 442
Fig. 443
Fig. 444
Fig. 445
Fig. 446
Fig. 447
Fig. 448
Fig. 449
Fig. 450
Fig. 451
Fig. 452
Fig. 453
Fig. 454
Fig. 455
Fig. 456
Fig. 457
Fig. 458
Fig. 459
Fig. 460
Fig. 461
Fig. 462
Fig. 463
Fig. 464
Fig. 465
Fig. 466
Fig. 467
Fig. 468
Fig. 469
Fig. 470
Fig. 471
Fig. 472
Fig. 473
Fig. 474
Fig. 475
Fig. 476
Fig. 477
Fig. 478
Fig. 479
Fig. 480
Fig. 481
Fig. 482
Fig. 483
Fig. 484
Fig. 485
Fig. 486
Fig. 487
Fig. 488
Fig. 489
Fig. 490
Fig. 491
Fig. 492
Fig. 493
Fig. 494
Fig. 495
Fig. 496
Fig. 497
Fig. 498
Fig. 499
Fig. 500
Fig. 501
Fig. 502
Fig. 503
Fig. 504
Fig. 505
Fig. 506
Fig. 507
Fig. 508
Fig. 509
Fig. 510
Fig. 511
Fig. 512
Fig. 513
Fig. 514
Fig. 515
Fig. 516
Fig. 517
Fig. 518
Fig. 519
Fig. 520
Fig. 521
Fig. 522
Fig. 523
Fig. 524
Fig. 525
Fig. 526
Fig. 527
Fig. 528
Fig. 529
Fig. 530
Fig. 531
Fig. 532
Fig. 533
Fig. 534
Fig. 535
Fig. 536
Fig. 537
Fig. 538
Fig. 539
Fig. 540
Fig. 541
Fig. 542
Fig. 543
Fig. 544
Fig. 545
Fig. 546
Fig. 547
Fig. 548
Fig. 549
Fig. 550
Fig. 551
Fig. 552
Fig. 553
Fig. 554
Fig. 555
Fig. 556
Fig. 557
Fig. 558
Fig. 559
Fig. 560
Fig. 561
Fig. 562
Fig. 563
Fig. 564
Fig. 565
Fig. 566
Fig. 567
Fig. 568
Fig. 569
Fig. 570
Fig. 571
Fig. 572
Fig. 573
Fig. 574
Fig. 575
Fig. 576
Fig. 577
Fig. 578
Fig. 579
Fig. 580
Fig. 581
Fig. 582
Fig. 583
Fig. 584
Fig. 585
Fig. 586
Fig. 587
Fig. 588
Fig. 589
Fig. 590
Fig. 591
Fig. 592
Fig. 593
Fig. 594
Fig. 595
Fig. 596
Fig. 597
Fig. 598
Fig. 599
Fig. 600
Fig. 601
Fig. 602
Fig. 603
Fig. 604
Fig. 605
Fig. 606
Fig. 607
Fig. 608
Fig. 609
Fig. 610
Fig. 611
Fig. 612
Fig. 613
Fig. 614
Fig. 615
Fig. 616
Fig. 617
Fig. 618
Fig. 619
Fig. 620
Fig. 621
Fig. 622
Fig. 623
Fig. 624
Fig. 625
Fig. 626
Fig. 627
Fig. 628
Fig. 629
Fig. 630
Fig. 631
Fig. 632
Fig. 633
Fig. 634
Fig. 635
Fig. 636
Fig. 637
Fig. 638
Fig. 639
Fig. 640
Fig. 641
Fig. 642
Fig. 643
Fig. 644
Fig. 645
Fig. 646
Fig. 647
Fig. 648
Fig. 649
Fig. 650
Fig. 651
Fig. 652
Fig. 653
Fig. 654
Fig. 655
Fig. 656
Fig. 657
Fig. 658
Fig. 659
Fig. 660
Fig. 661
Fig. 662
Fig. 663
Fig. 664
Fig. 665
Fig. 666
Fig. 667
Fig. 668
Fig. 669
Fig. 670
Fig. 671
Fig. 672
Fig. 673
Fig. 674
Fig. 675
Fig. 676
Fig. 677
Fig. 678
Fig. 679
Fig. 680
Fig. 681
Fig. 682
Fig. 683
Fig. 684
Fig. 685
Fig. 686
Fig. 687
Fig. 688
Fig. 689
Fig. 690
Fig. 691
Fig. 692
Fig. 693
Fig. 694
Fig. 695
Fig. 696
Fig. 697
Fig. 698
Fig. 699
Fig. 700
Fig. 701
Fig. 702
Fig. 703
Fig. 704
Fig. 705
Fig. 706
Fig. 707
Fig. 708
Fig. 709
Fig. 710
Fig. 711
Fig. 712
Fig. 713
Fig. 714
Fig. 715
Fig. 716
Fig. 717
Fig. 718
Fig. 719
Fig. 720
Fig. 721
Fig. 722
Fig. 723
Fig. 724
Fig. 725
Fig. 726
Fig. 727
Fig. 728
Fig. 729
Fig. 730
Fig. 731
Fig. 732
Fig. 733
Fig. 734
Fig. 735
Fig. 736
Fig. 737
Fig. 738
Fig. 739
Fig. 740
Fig. 741
Fig. 742
Fig. 743
Fig. 744
Fig. 745
Fig. 746
Fig. 747
Fig. 748
Fig. 749
Fig. 750
Fig. 751
Fig. 752
Fig. 753
Fig. 754
Fig. 755
Fig. 756
Fig. 757
Fig. 758
Fig. 759
Fig. 760
Fig. 761
Fig. 762
Fig. 763
Fig. 764
Fig. 765
Fig. 766
Fig. 767
Fig. 768
Fig. 769
Fig. 770
Fig. 771
Fig. 772
Fig. 773
Fig. 774
Fig. 775
Fig. 776
Fig. 777
Fig. 778
Fig. 779
Fig. 780
Fig. 781
Fig. 782
Fig. 783
Fig. 784
Fig. 785
Fig. 786
Fig. 787
Fig. 788
Fig. 789
Fig. 790
Fig. 791
Fig. 792
Fig. 793
Fig. 794
Fig. 795
Fig. 796
Fig. 797
Fig. 798
Fig. 799
Fig. 800
Fig. 801
Fig. 802
Fig. 803
Fig. 804
Fig. 805
Fig. 806
Fig. 807
Fig. 808
Fig. 809
Fig. 810
Fig. 811
Fig. 812
Fig. 813
Fig. 814
Fig. 815
Fig. 816
Fig. 817
Fig. 818
Fig. 819
Fig. 820
Fig. 821
Fig. 822
Fig. 823
Fig. 824
Fig. 825
Fig. 826
Fig. 827
Fig. 828
Fig. 829
Fig. 830
Fig. 831
Fig. 832
Fig. 833
Fig. 834
Fig. 835
Fig. 836
Fig. 837
Fig. 838
Fig. 839
Fig. 840
Fig. 841
Fig. 842
Fig. 843
Fig. 844
Fig. 845
Fig. 846
Fig. 847
Fig. 848
Fig. 849
Fig. 850
Fig. 851
Fig. 852
Fig. 853
Fig. 854
Fig. 855
Fig. 856
Fig. 857
Fig. 858
Fig. 859
Fig. 860
Fig. 861
Fig. 862
Fig. 863
Fig. 864
Fig. 865
Fig. 866
Fig. 867
Fig. 868
Fig. 869
Fig. 870
Fig. 871
Fig. 872
Fig. 873
Fig. 874
Fig. 875
Fig. 876
Fig. 877
Fig. 878
Fig. 879
Fig. 880
Fig. 881
Fig. 882
Fig. 883
Fig. 884
Fig. 885
Fig. 886
Fig. 887
Fig. 888
Fig. 889
Fig. 890
Fig. 891
Fig. 892
Fig. 893
Fig. 894
Fig. 895
Fig. 896
Fig. 897
Fig. 898
Fig. 899
Fig. 900
Fig. 901
Fig. 902
Fig. 903
Fig. 904
Fig. 905
Fig. 906
Fig. 907
Fig. 908
Fig. 909
Fig. 910
Fig. 911
Fig. 912
Fig. 913
Fig. 914
Fig. 915
Fig. 916
Fig. 917
Fig. 918
Fig. 919
Fig. 920
Fig. 921
Fig. 922
Fig. 923
Fig. 924
Fig. 925
Fig. 926
Fig. 927
Fig. 928
Fig. 929
Fig. 930
Fig. 931
Fig. 932
Fig. 933
Fig. 934
Fig. 935
Fig. 936
Fig. 937
Fig. 938
Fig. 939
Fig. 940
Fig. 941
Fig. 942
Fig. 943
Fig. 944
Fig. 945
Fig. 946
Fig. 947
Fig. 948
Fig. 949
Fig. 950
Fig. 951
Fig. 952
Fig. 953
Fig. 954
Fig. 955
Fig. 956
Fig. 957
Fig. 958
Fig. 959
Fig. 960
Fig. 961
Fig. 962
Fig. 963
Fig. 964
Fig. 965
Fig. 966
Fig. 967
Fig. 968
Fig. 969
Fig. 970
Fig. 971
Fig. 972
Fig. 973
Fig. 974
Fig. 975
Fig. 976
Fig. 977
Fig. 978
Fig. 979
Fig. 980
Fig. 981
Fig. 982
Fig. 983
Fig. 984
Fig. 985
Fig. 986
Fig. 987
Fig. 988
Fig. 989
Fig. 990
Fig. 991
Fig. 992
Fig. 993
Fig. 994
Fig. 995
Fig. 996
Fig. 997
Fig. 998
Fig. 999
Fig. 1000

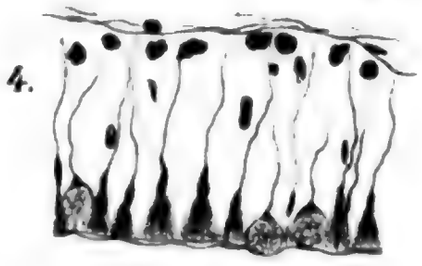
Digitized by Google



1.

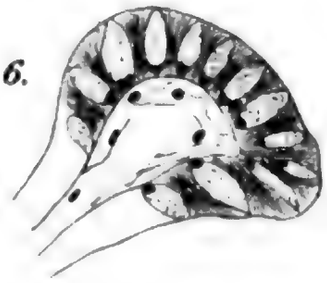

2.
V
Vh
SM
N
D
M
G
L

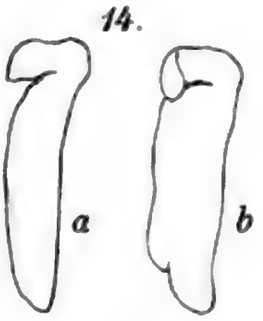

3.
E
K
F

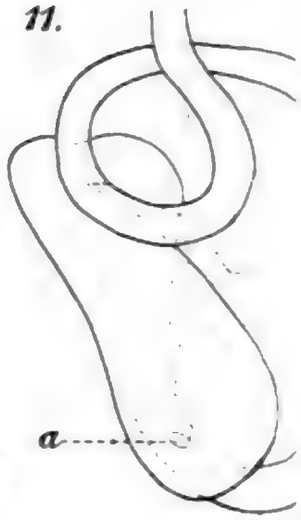

4.

5.
a
Ne
b
R
c
X
E
d

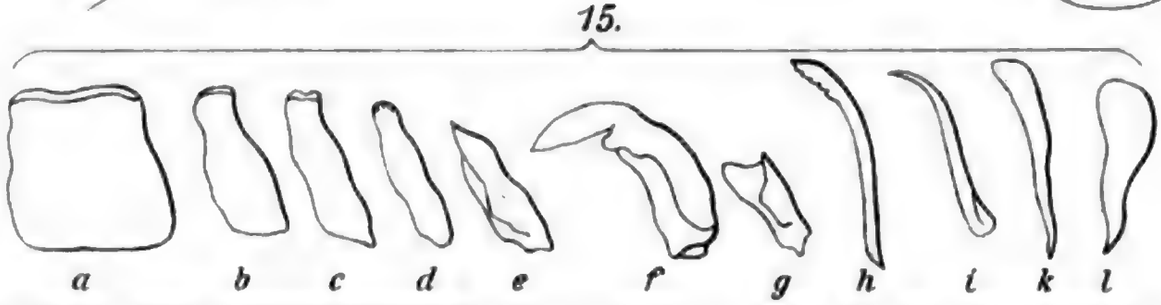
8.

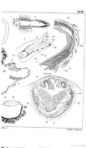

6.


14.
a
b

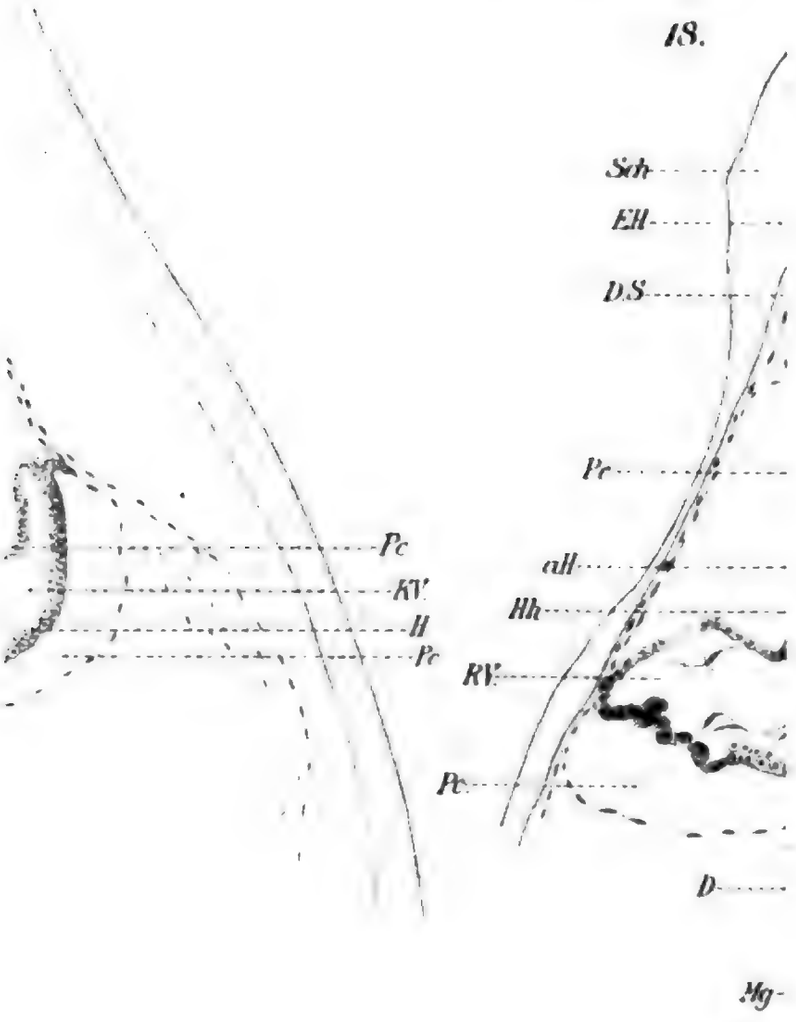

11.
a

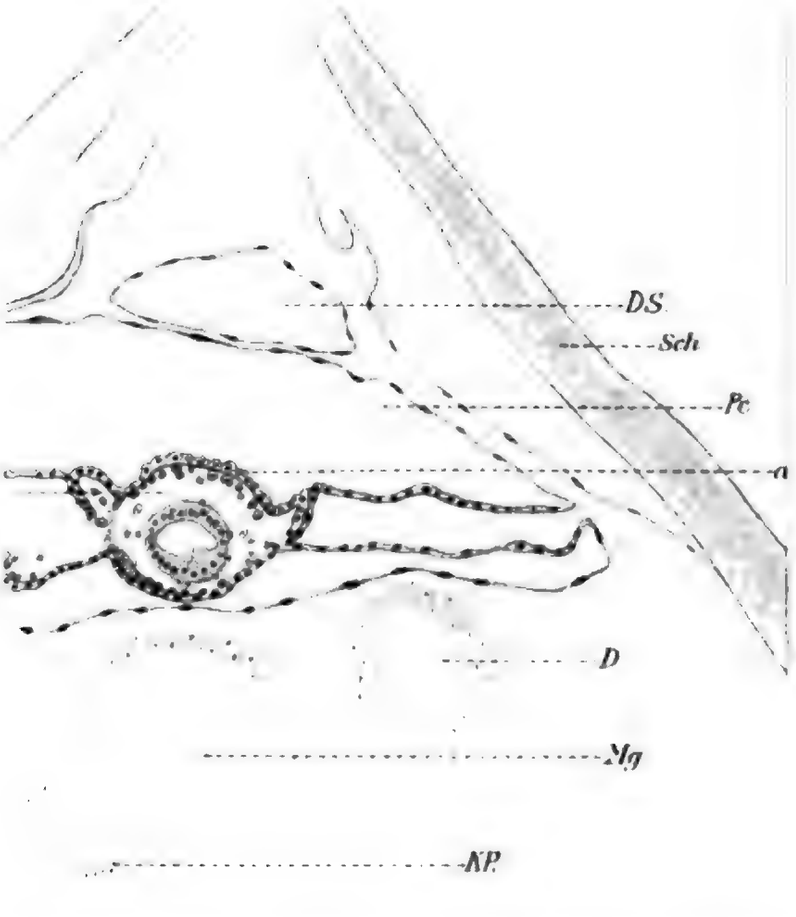
12.

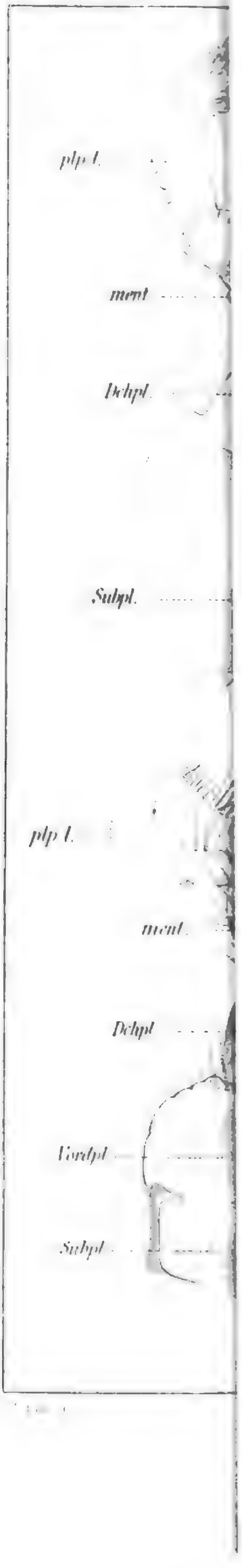

15.
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l


Ventricle
Auricle
Sinus venosus
Hepatic vein
Hepatic portal vein
Gall bladder
Duodenum
Pancreas
Stomach
Intestine
Rectum
Anus
Kidney
Ureter
Urinary bladder
Urinary papilla
Urethra
Penis
Testis
Vas deferens
Seminal vesicle
Prostate gland
Cowper's gland
Ovary
Oviduct
Uterus
Vagina
Vulva
Clitoris

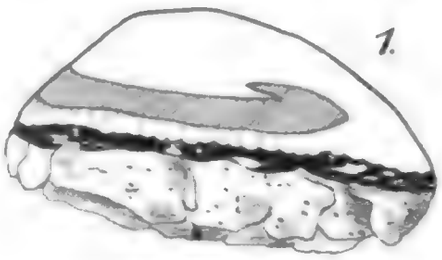
18.



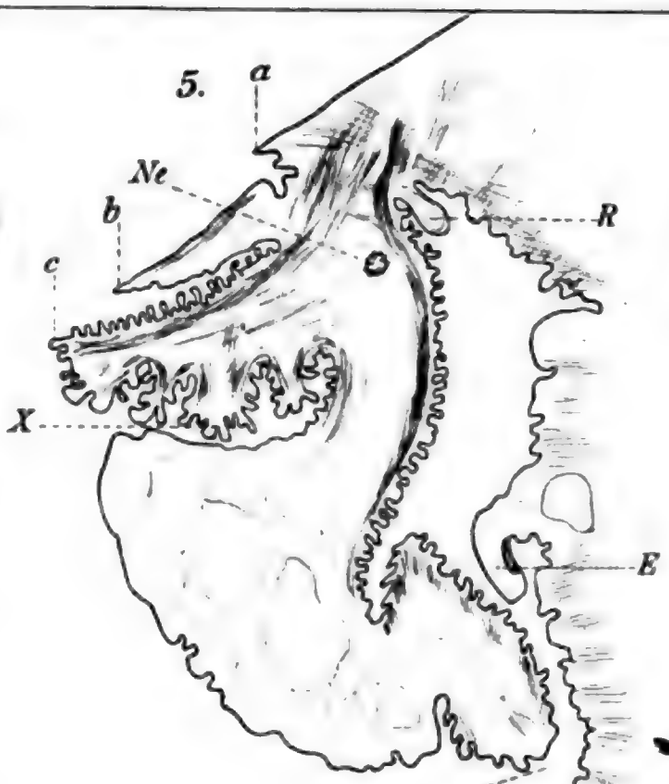



plp l.
ment
Dchpl
Subpl.
plp l.
ment
Dchpl
Ventpl
Subpl

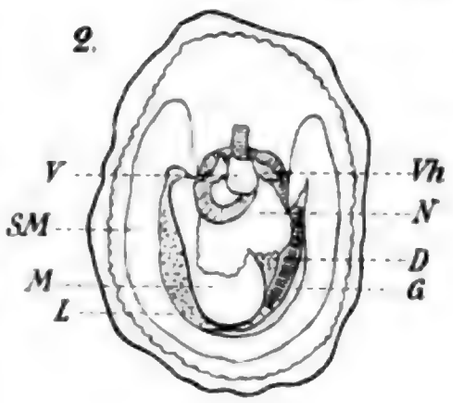
Digitized by Google

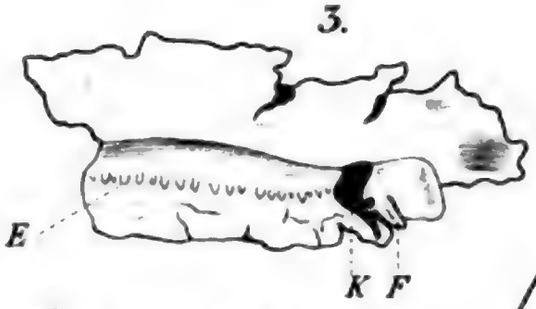


1.

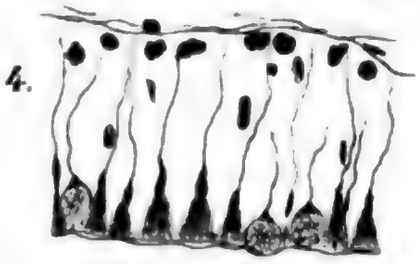

5.
a
Ne
b
c
R
X
E
d

11.
a

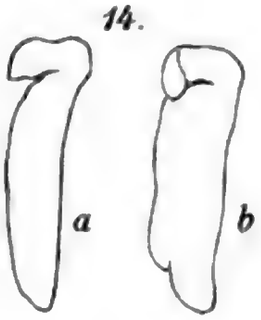

2.
V
Vh
SM
N
D
M
G
L

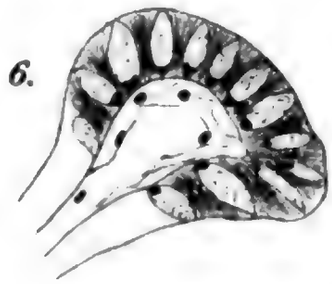

3.
E
K
F

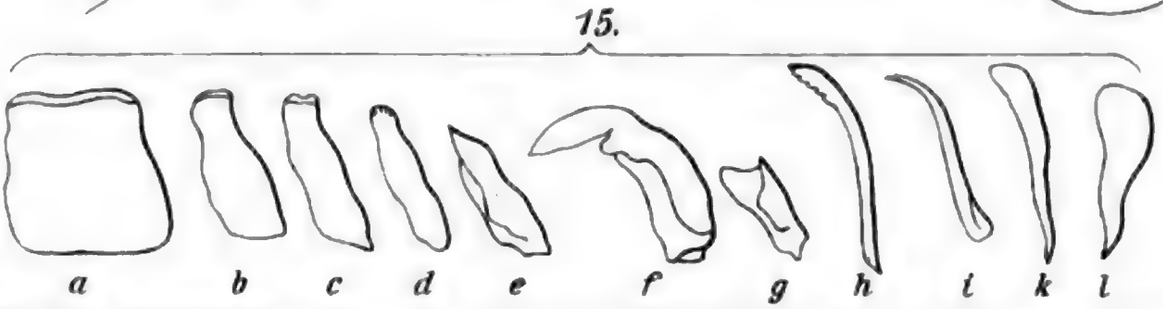
8.


4.

12.


14.
a
b


6.


15.
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l

Ventricular septum
Pulmonary valve
Tricuspid valve
Aortic valve
Mitral valve
Left ventricle
Right ventricle
Left atrium
Right atrium
Aorta
Pulmonary artery
Pulmonary veins
Vena cava
Coronary arteries
Coronary veins
Myocardium
Endocardium
Epicardium
Pericardium

Digitized by Google

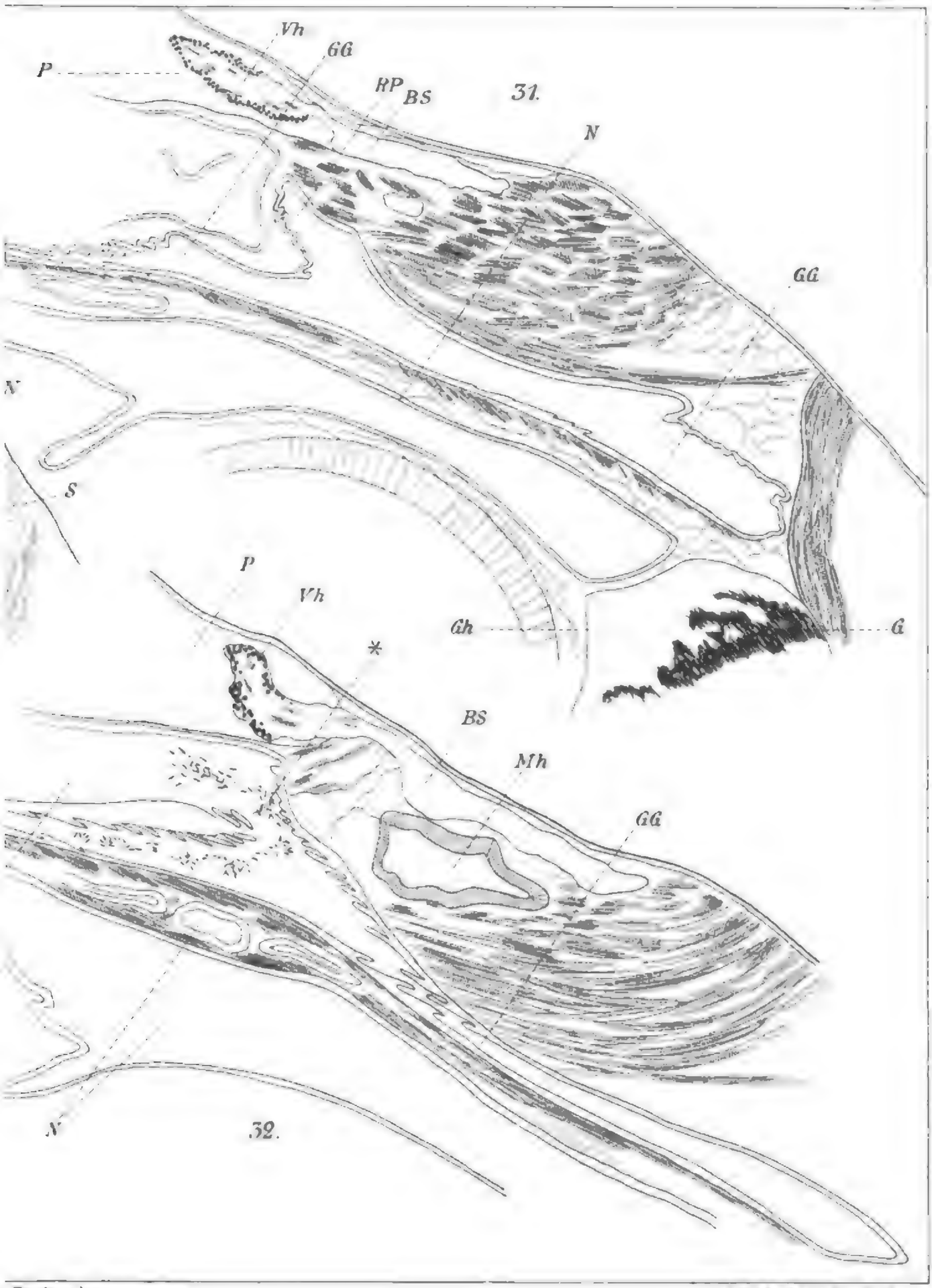
Fobler gez.

Verl. v Gustav F

Digitized by Google

Ø 1.5 - 2.0 mm
Ø 1.5 - 2.0 mm
Ø 1.5 - 2.0 mm

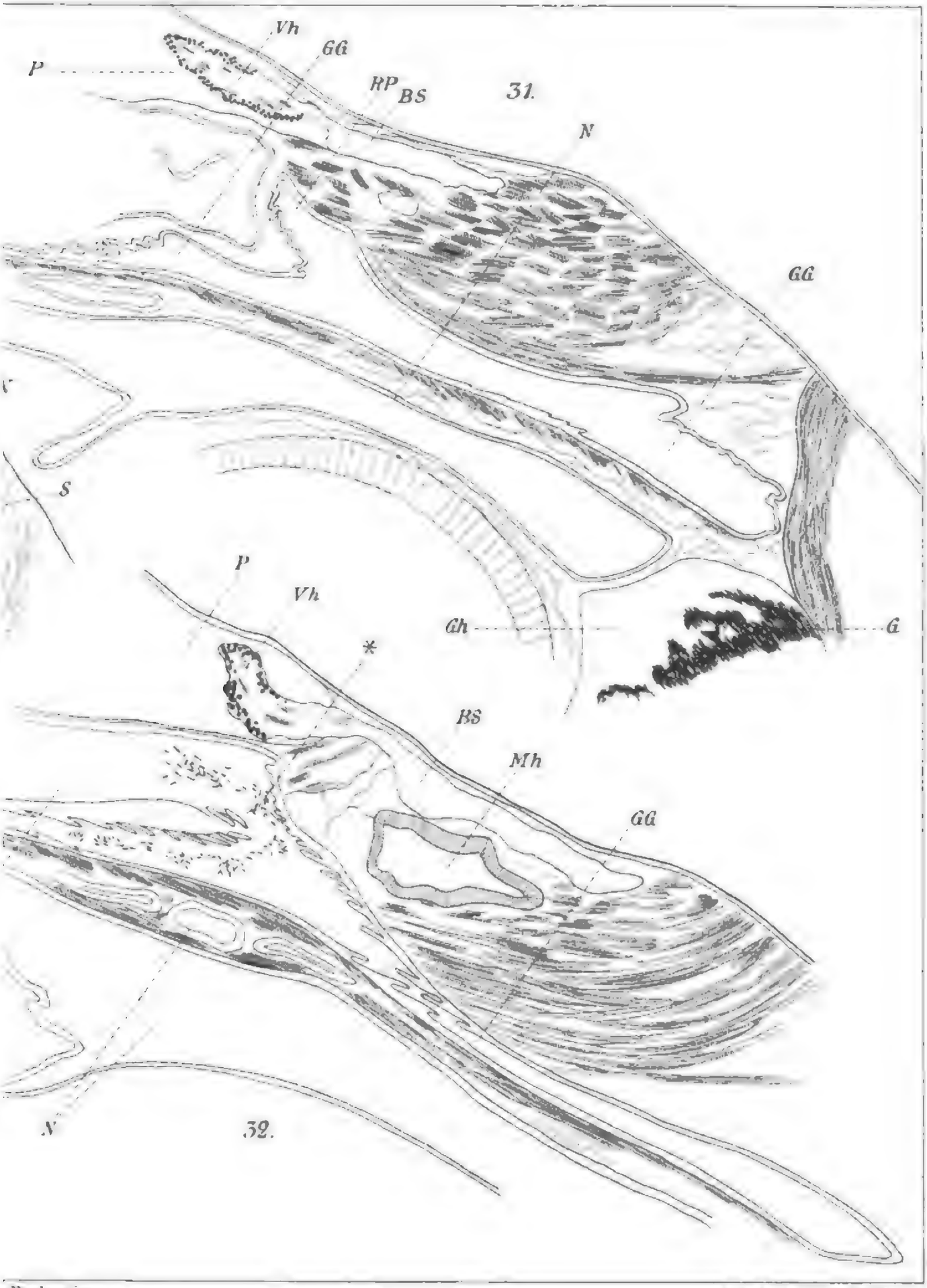
Fig. 1.1



Fischer, Jena
Lith Anst v J Arndt, Jena

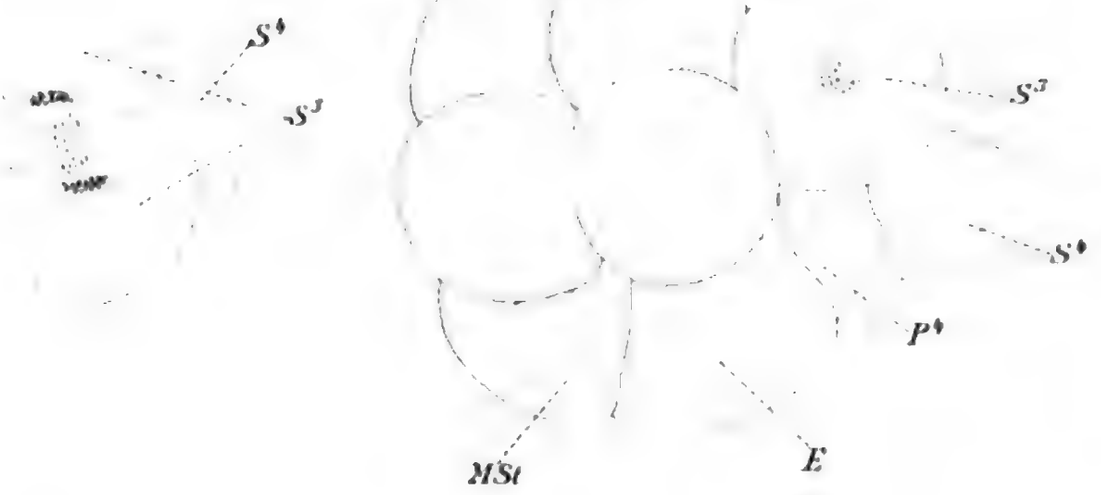
Verl. v. Gustav F

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
326
327
328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523
524
525
526
527
528
529
530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556
557
558
559
560
561
562
563
564
565
566
567
568
569
570
571
572
573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635
636
637
638
639
640
641
642
643
644
645
646
647
648
649
650
651
652
653
654
655
656
657
658
659
660
661
662
663
664
665
666
667
668
669
670
671
672
673
674
675
676
677
678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726
727
728
729
730
731
732
733
734
735
736
737
738
739
740
741
742
743
744
745
746
747
748
749
750
751
752
753
754
755
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769
770
771
772
773
774
775
776
777
778
779
780
781
782
783
784
785
786
787
788
789
790
791
792
793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822
823
824
825
826
827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852
853
854
855
856
857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884
885
886
887
888
889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915
916
917
918
919
920
921
922
923
924
925
926
927
928
929
930
931
932
933
934
935
936
937
938
939
940
941
942
943
944
945
946
947
948
949
950
951
952
953
954
955
956
957
958
959
960
961
962
963
964
965
966
967
968
969
970
971
972
973
974
975
976
977
978
979
980
981
982
983
984
985
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000



Fischer, Jena.
Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

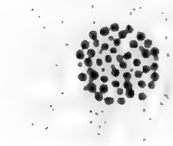
5. b



8.

8. a.

13.



14.

Jenaische Z.

16.

Digitized by Google

Fig. 197. Urocissa.

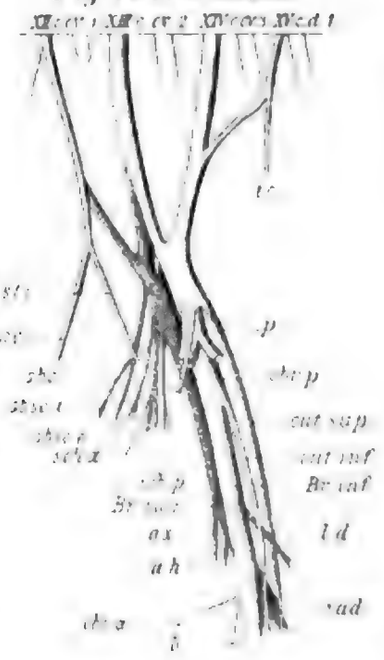


Fig. 193. Columba.

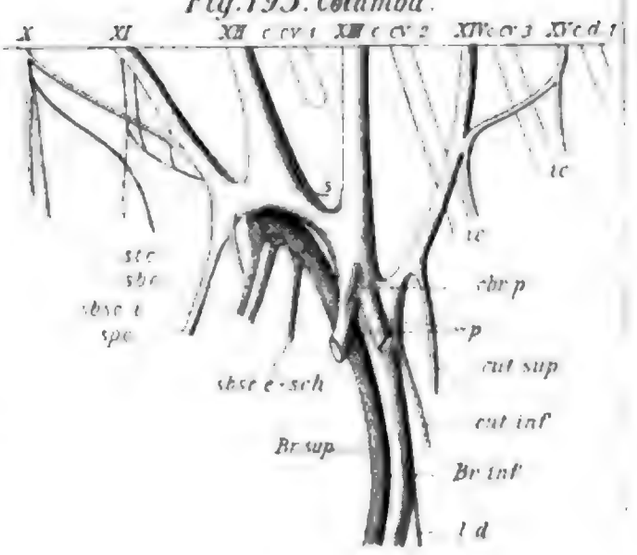


Fig. 189. Col

Fig. 196. Bucorvus

Fig. 194. Columba b

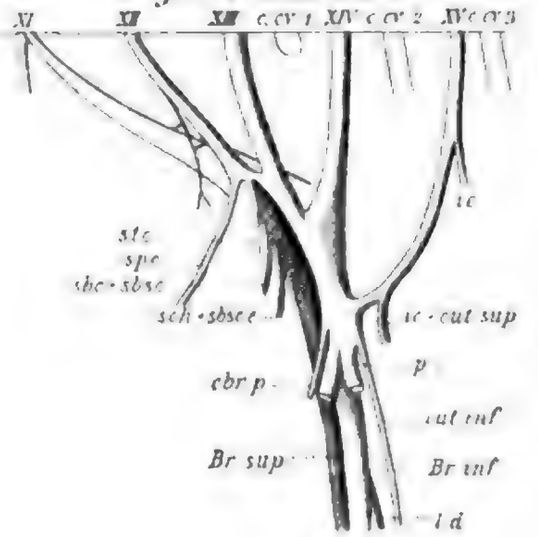


Fig. 195. Columba c.

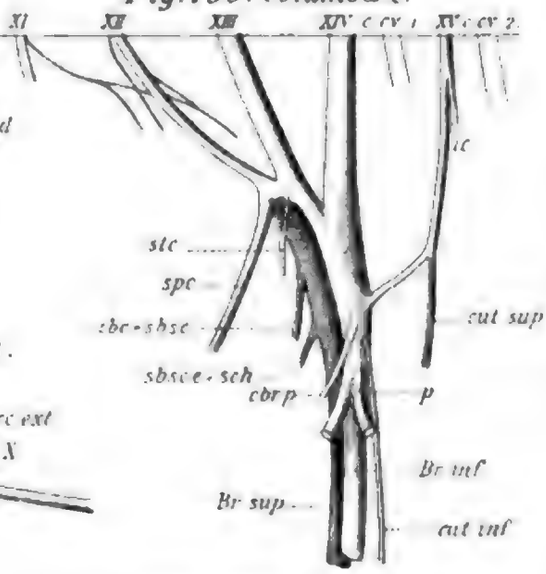
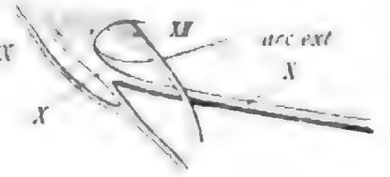
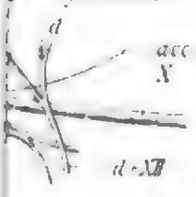


Fig. 182. Corvus.



V. Syrnium

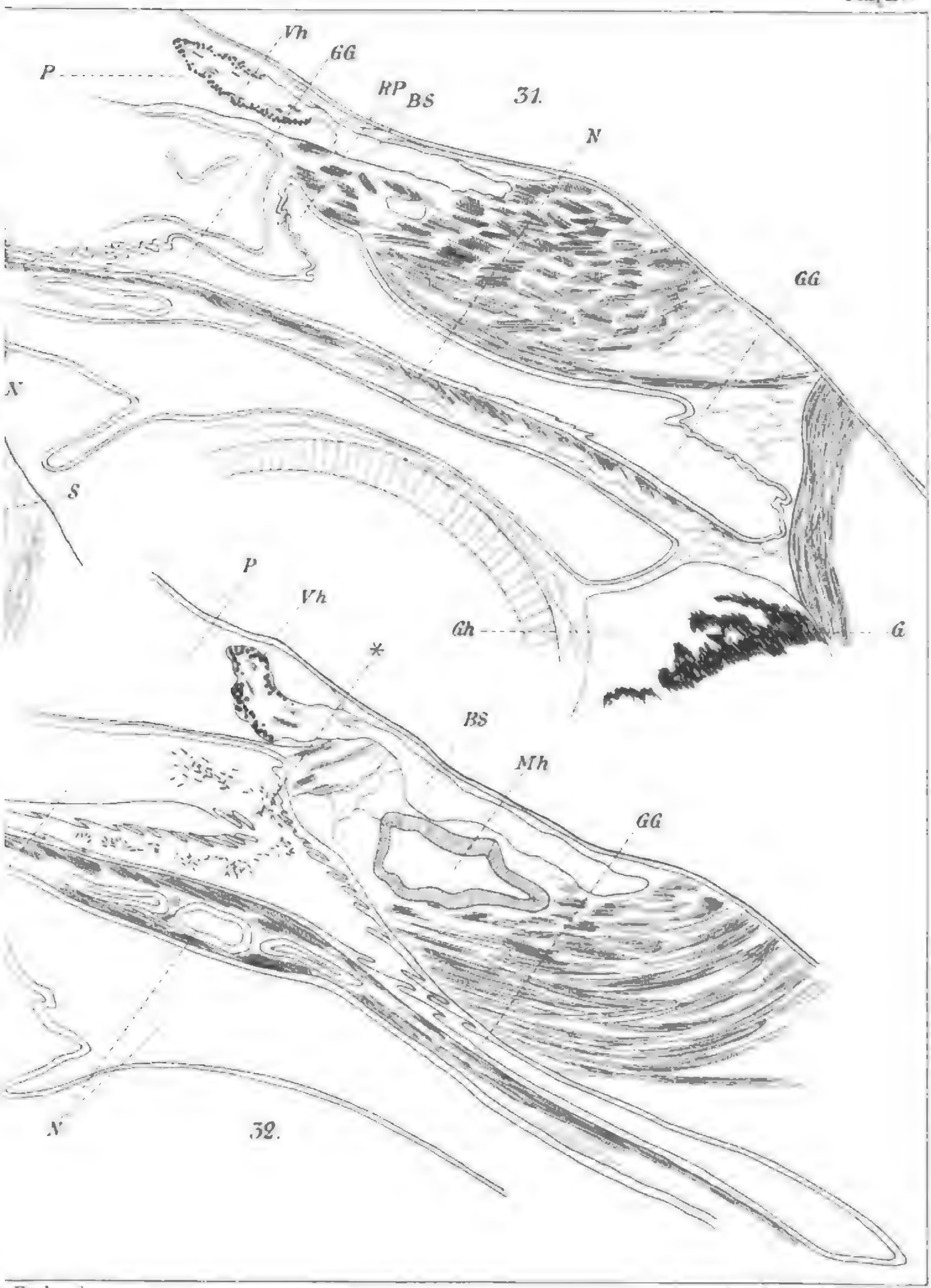


Digitized by Google

18.
a
b
c
25.
23.
22.
26.
24.
III
II
IV
I
d
a
d'

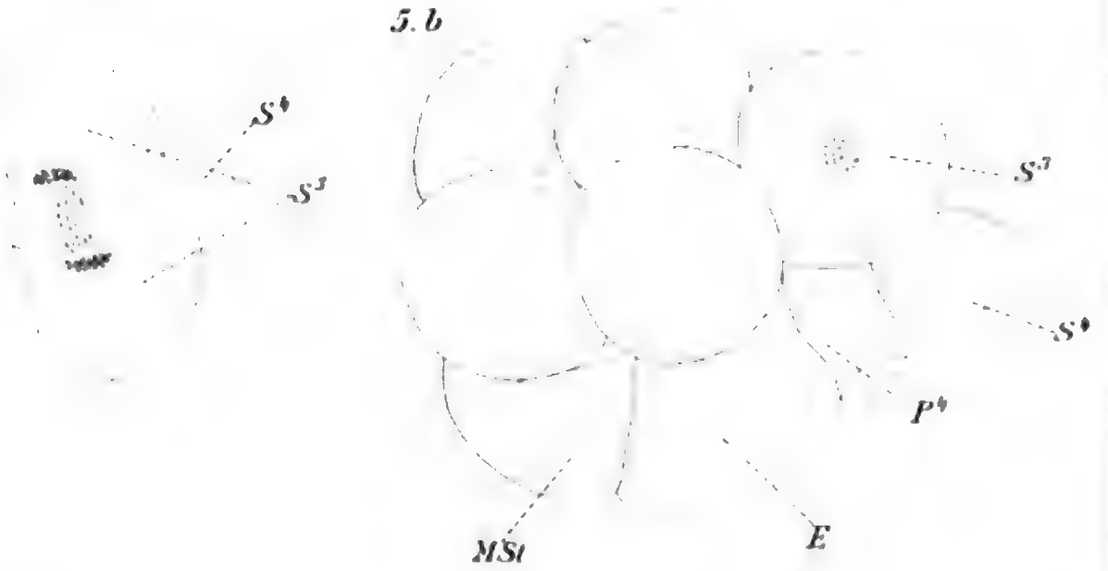
Tafel 1 Bau

Digitized by Google



Fischer, Jena
Lith Anst v J Arndt, Jena

5. b



8.

8. a.

13.

14.

16.

13

Bonnevie

Digitized by Google

Fig. 197. Uracus a.

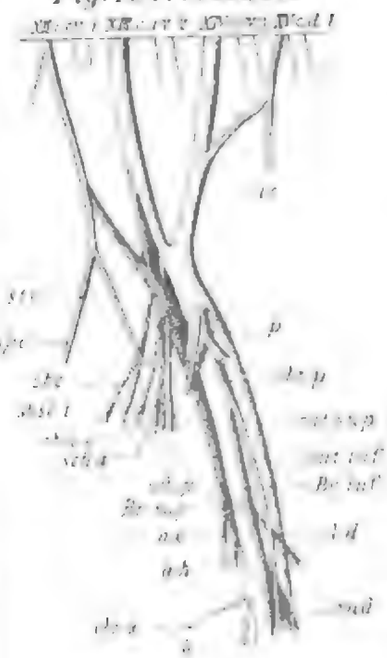


Fig. 193. Columba

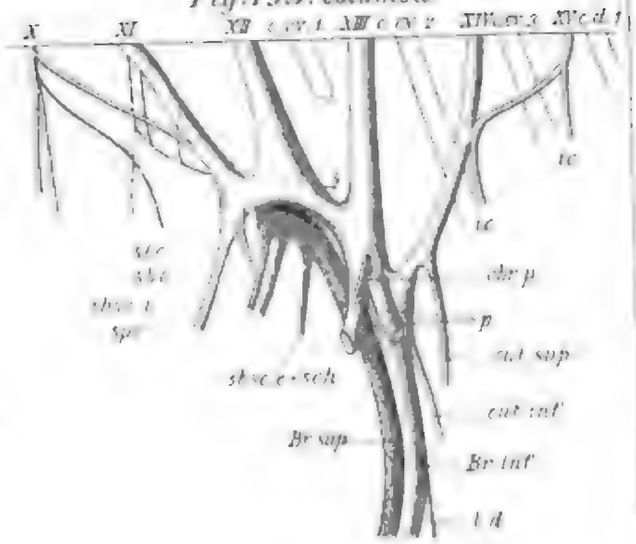


Fig. 189. Cor

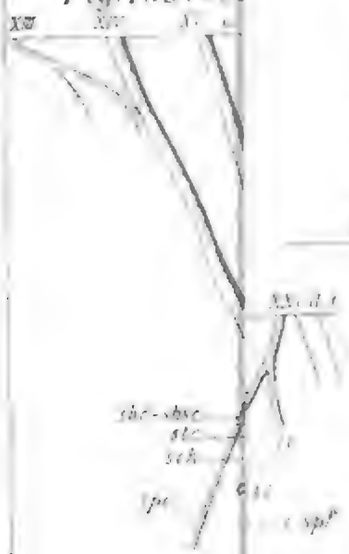


Fig. 196. Bucervus.

Fig. 194. Columba b

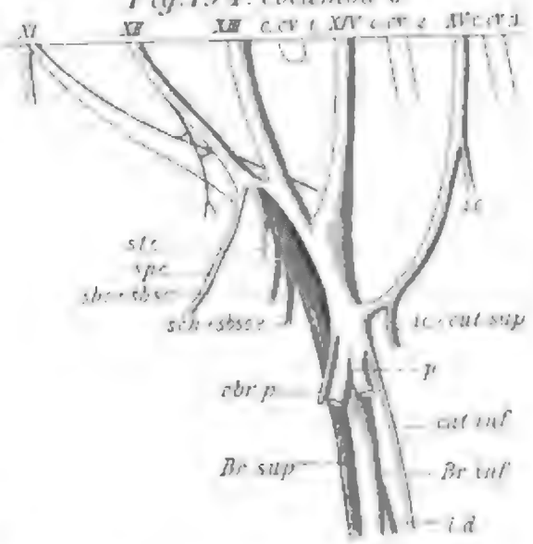


Fig. 195. Columba c.

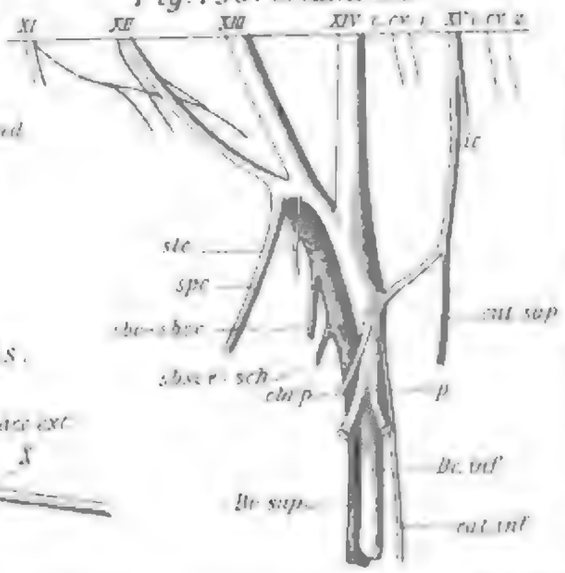


Fig. 182. Corvus.

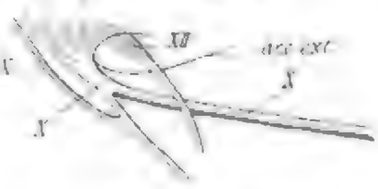
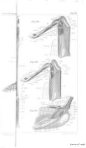


Fig. 1.1
Fig. 1.2
Fig. 1.3
Fig. 1.4



Digitized by Google

Trapezius
Deltoid
Pectoralis major
Biceps brachii
Brachialis
Brachioradialis
Extensor carpi radialis longus
Extensor carpi radialis brevis
Extensor digitorum
Flexor carpi radialis
Flexor digitorum superficialis
Flexor carpi ulnaris
Abductor pollicis longus
Extensor pollicis brevis
Abductor pollicis brevis
Flexor pollicis brevis
Opponens pollicis
Adductor pollicis
Triceps brachii
Anconeus
Extensor carpi ulnaris
Extensor digiti minimi
Abductor digiti minimi
Flexor digiti minimi brevis
Opponens digiti minimi

Fig. 23

Fig. 23.

Fig. 242. Larus.

Fig 243. Anous.

Fig. 244 Diomedeoceras

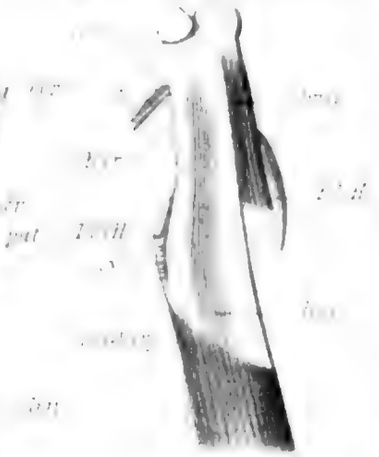


Fig. 247. Porphyrio

Fig. 246. Fregata.

Fig. 245. Pelecanus

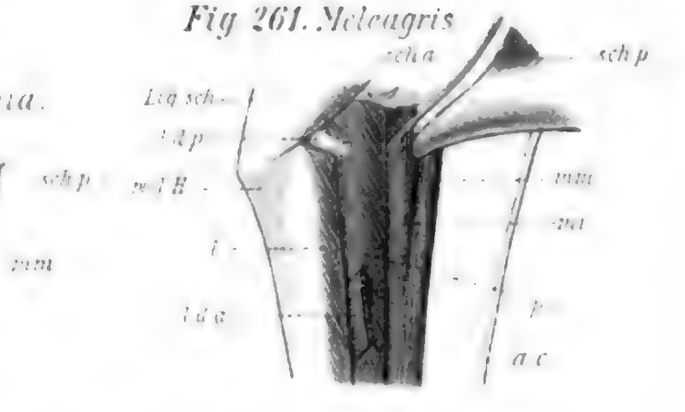
Fig. 260. Pelecanus

Fig. 258. Larus.

Fig. 262. Psittacus

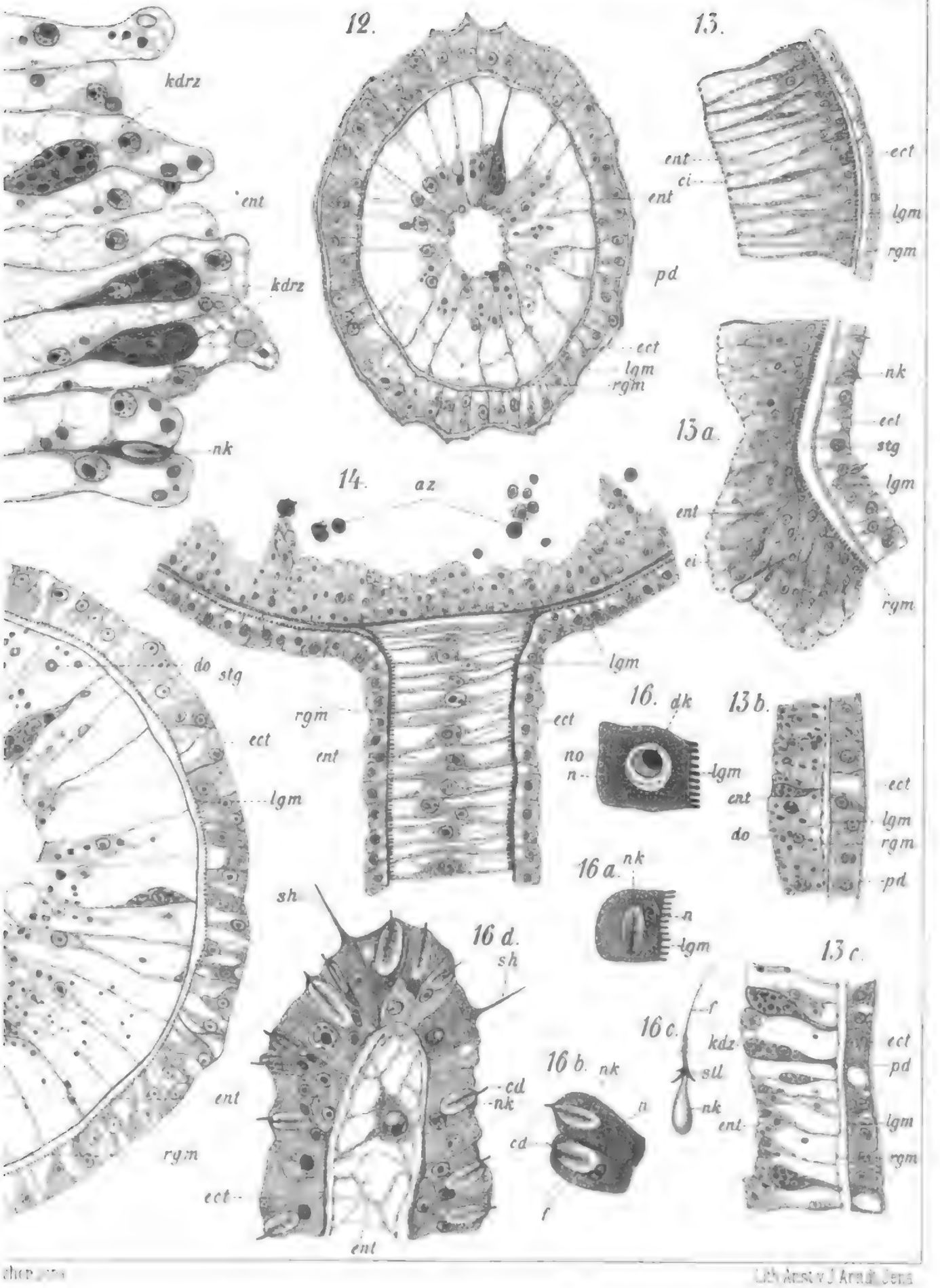
Fig. 259. Ciconia.

Fig 261. Meleagris



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Ventral
Dorsal
Ventral
Dorsal

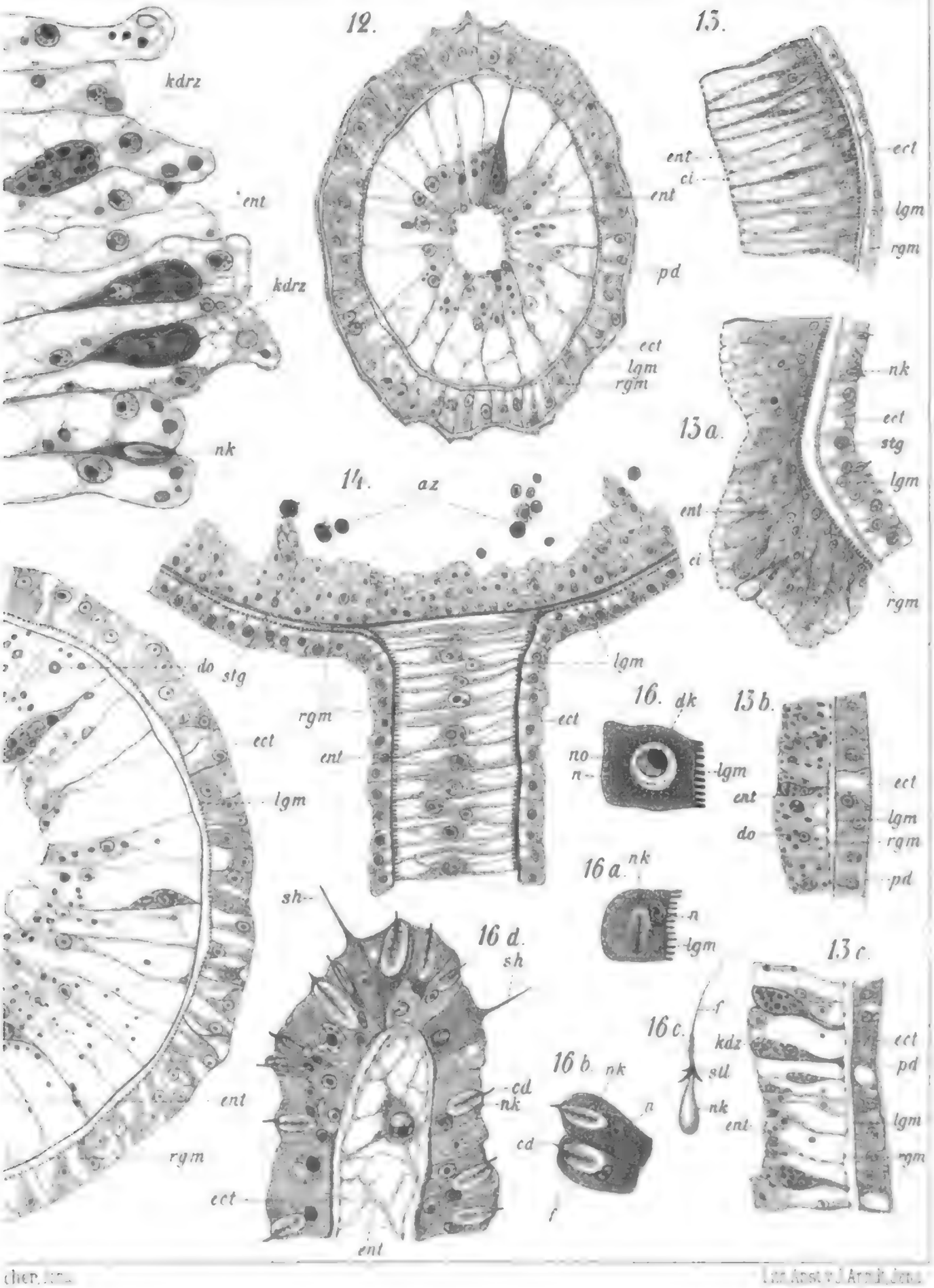
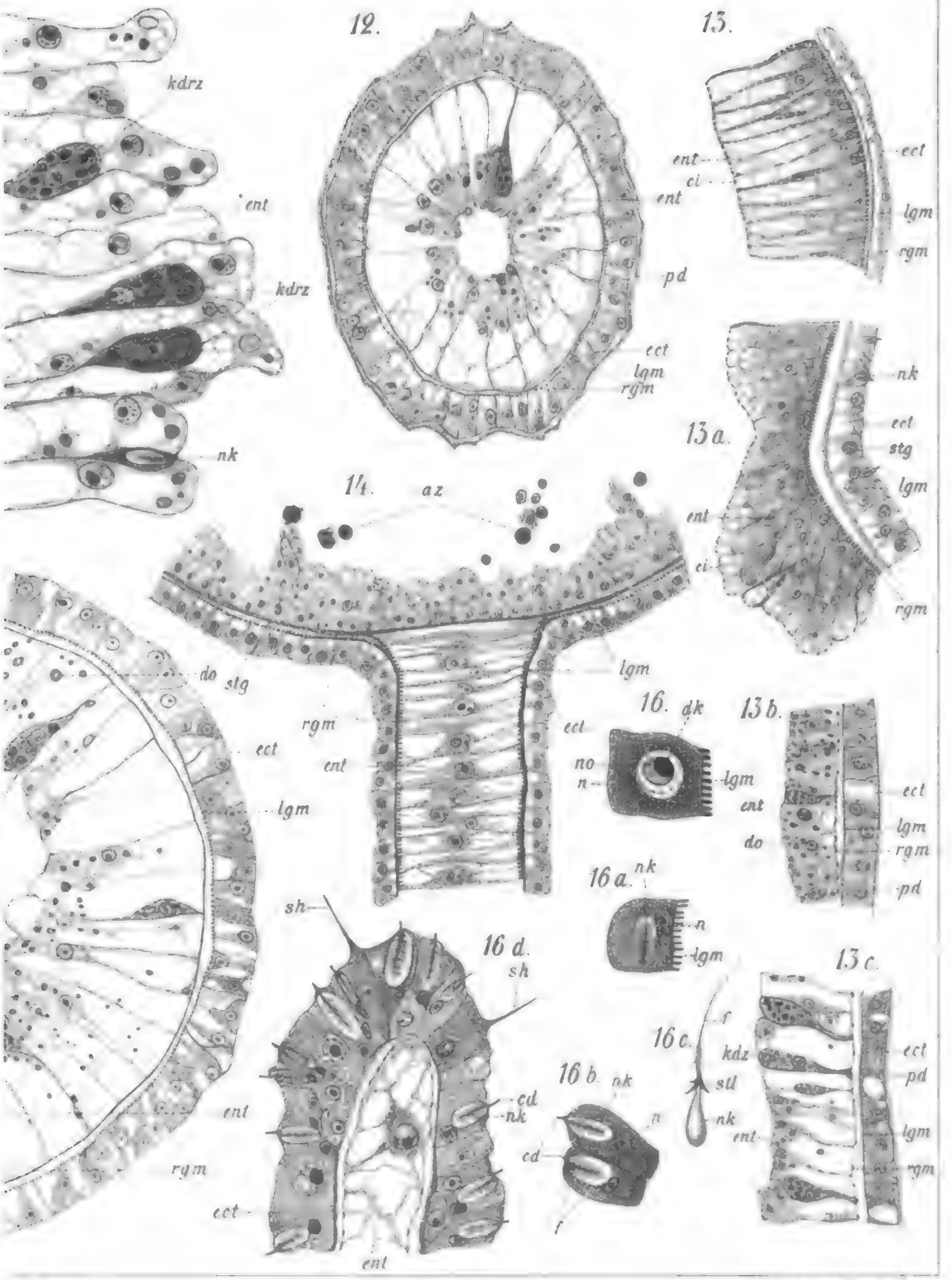

12.
13.
kdrz
ent
kdrz
nk
ect
lgm
rgm
ent
ci
ent
pd
ect
lgm
rgm
13a.
nk
ect
stg
lgm
ent
ci
rgm
14.
az
lgm
do
stg
rgm
ect
ent
lgm
16.
dk
no
n
lgm
13b.
ect
ent
lgm
rgm
do
pd
16a.
nk
n
lgm
sh
16d.
sh
cd
nk
ent
rgm
ect
ent
16b.
nk
n
cd
f
16c.
f
kdz
stl
nk
ent
13c.
ect
pd
lgm
rgm

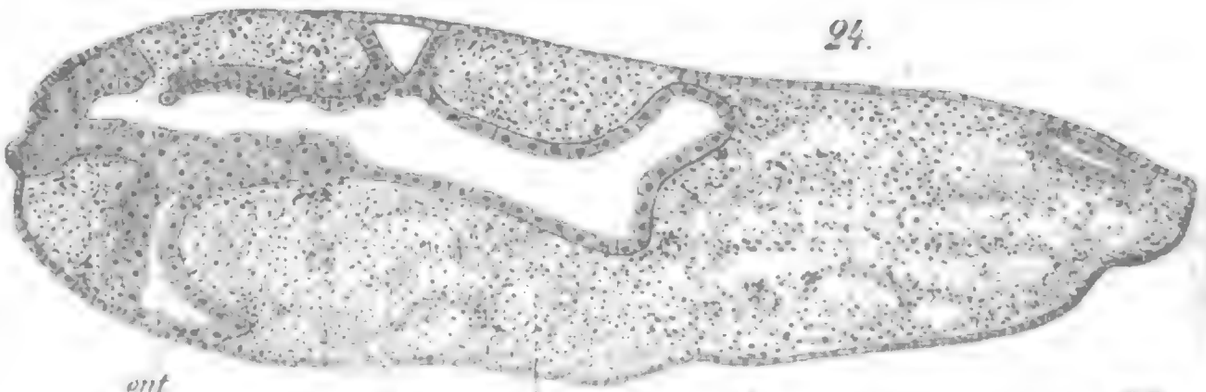
Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30
Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61
Fig. 62
Fig. 63
Fig. 64
Fig. 65
Fig. 66
Fig. 67
Fig. 68
Fig. 69
Fig. 70
Fig. 71
Fig. 72
Fig. 73
Fig. 74
Fig. 75
Fig. 76
Fig. 77
Fig. 78
Fig. 79
Fig. 80
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 83
Fig. 84
Fig. 85
Fig. 86
Fig. 87
Fig. 88
Fig. 89
Fig. 90
Fig. 91
Fig. 92
Fig. 93
Fig. 94
Fig. 95
Fig. 96
Fig. 97
Fig. 98
Fig. 99
Fig. 100
Fig. 101
Fig. 102
Fig. 103
Fig. 104
Fig. 105
Fig. 106
Fig. 107
Fig. 108
Fig. 109
Fig. 110
Fig. 111
Fig. 112
Fig. 113
Fig. 114
Fig. 115
Fig. 116
Fig. 117
Fig. 118
Fig. 119
Fig. 120
Fig. 121
Fig. 122
Fig. 123
Fig. 124
Fig. 125
Fig. 126
Fig. 127
Fig. 128
Fig. 129
Fig. 130
Fig. 131
Fig. 132
Fig. 133
Fig. 134
Fig. 135
Fig. 136
Fig. 137
Fig. 138
Fig. 139
Fig. 140
Fig. 141
Fig. 142
Fig. 143
Fig. 144
Fig. 145
Fig. 146
Fig. 147
Fig. 148
Fig. 149
Fig. 150
Fig. 151
Fig. 152
Fig. 153
Fig. 154
Fig. 155
Fig. 156
Fig. 157
Fig. 158
Fig. 159
Fig. 160
Fig. 161
Fig. 162
Fig. 163
Fig. 164
Fig. 165
Fig. 166
Fig. 167
Fig. 168
Fig. 169
Fig. 170
Fig. 171
Fig. 172
Fig. 173
Fig. 174
Fig. 175
Fig. 176
Fig. 177
Fig. 178
Fig. 179
Fig. 180
Fig. 181
Fig. 182
Fig. 183
Fig. 184
Fig. 185
Fig. 186
Fig. 187
Fig. 188
Fig. 189
Fig. 190
Fig. 191
Fig. 192
Fig. 193
Fig. 194
Fig. 195
Fig. 196
Fig. 197
Fig. 198
Fig. 199
Fig. 200
Fig. 201
Fig. 202
Fig. 203
Fig. 204
Fig. 205
Fig. 206
Fig. 207
Fig. 208
Fig. 209
Fig. 210
Fig. 211
Fig. 212
Fig. 213
Fig. 214
Fig. 215
Fig. 216
Fig. 217
Fig. 218
Fig. 219
Fig. 220
Fig. 221
Fig. 222
Fig. 223
Fig. 224
Fig. 225
Fig. 226
Fig. 227
Fig. 228
Fig. 229
Fig. 230
Fig. 231
Fig. 232
Fig. 233
Fig. 234
Fig. 235
Fig. 236
Fig. 237
Fig. 238
Fig. 239
Fig. 240
Fig. 241
Fig. 242
Fig. 243
Fig. 244
Fig. 245
Fig. 246
Fig. 247
Fig. 248
Fig. 249
Fig. 250
Fig. 251
Fig. 252
Fig. 253
Fig. 254
Fig. 255
Fig. 256
Fig. 257
Fig. 258
Fig. 259
Fig. 260
Fig. 261
Fig. 262
Fig. 263
Fig. 264
Fig. 265
Fig. 266
Fig. 267
Fig. 268
Fig. 269
Fig. 270
Fig. 271
Fig. 272
Fig. 273
Fig. 274
Fig. 275
Fig. 276
Fig. 277
Fig. 278
Fig. 279
Fig. 280
Fig. 281
Fig. 282
Fig. 283
Fig. 284
Fig. 285
Fig. 286
Fig. 287
Fig. 288
Fig. 289
Fig. 290
Fig. 291
Fig. 292
Fig. 293
Fig. 294
Fig. 295
Fig. 296
Fig. 297
Fig. 298
Fig. 299
Fig. 300
Fig. 301
Fig. 302
Fig. 303
Fig. 304
Fig. 305
Fig. 306
Fig. 307
Fig. 308
Fig. 309
Fig. 310
Fig. 311
Fig. 312
Fig. 313
Fig. 314
Fig. 315
Fig. 316
Fig. 317
Fig. 318
Fig. 319
Fig. 320
Fig. 321
Fig. 322
Fig. 323
Fig. 324
Fig. 325
Fig. 326
Fig. 327
Fig. 328
Fig. 329
Fig. 330
Fig. 331
Fig. 332
Fig. 333
Fig. 334
Fig. 335
Fig. 336
Fig. 337
Fig. 338
Fig. 339
Fig. 340
Fig. 341
Fig. 342
Fig. 343
Fig. 344
Fig. 345
Fig. 346
Fig. 347
Fig. 348
Fig. 349
Fig. 350
Fig. 351
Fig. 352
Fig. 353
Fig. 354
Fig. 355
Fig. 356
Fig. 357
Fig. 358
Fig. 359
Fig. 360
Fig. 361
Fig. 362
Fig. 363
Fig. 364
Fig. 365
Fig. 366
Fig. 367
Fig. 368
Fig. 369
Fig. 370
Fig. 371
Fig. 372
Fig. 373
Fig. 374
Fig. 375
Fig. 376
Fig. 377
Fig. 378
Fig. 379
Fig. 380
Fig. 381
Fig. 382
Fig. 383
Fig. 384
Fig. 385
Fig. 386
Fig. 387
Fig. 388
Fig. 389
Fig. 390
Fig. 391
Fig. 392
Fig. 393
Fig. 394
Fig. 395
Fig. 396
Fig. 397
Fig. 398
Fig. 399
Fig. 400
Fig. 401
Fig. 402
Fig. 403
Fig. 404
Fig. 405
Fig. 406
Fig. 407
Fig. 408
Fig. 409
Fig. 410
Fig. 411
Fig. 412
Fig. 413
Fig. 414
Fig. 415
Fig. 416
Fig. 417
Fig. 418
Fig. 419
Fig. 420
Fig. 421
Fig. 422
Fig. 423
Fig. 424
Fig. 425
Fig. 426
Fig. 427
Fig. 428
Fig. 429
Fig. 430
Fig. 431
Fig. 432
Fig. 433
Fig. 434
Fig. 435
Fig. 436
Fig. 437
Fig. 438
Fig. 439
Fig. 440
Fig. 441
Fig. 442
Fig. 443
Fig. 444
Fig. 445
Fig. 446
Fig. 447
Fig. 448
Fig. 449
Fig. 450
Fig. 451
Fig. 452
Fig. 453
Fig. 454
Fig. 455
Fig. 456
Fig. 457
Fig. 458
Fig. 459
Fig. 460
Fig. 461
Fig. 462
Fig. 463
Fig. 464
Fig. 465
Fig. 466
Fig. 467
Fig. 468
Fig. 469
Fig. 470
Fig. 471
Fig. 472
Fig. 473
Fig. 474
Fig. 475
Fig. 476
Fig. 477
Fig. 478
Fig. 479
Fig. 480
Fig. 481
Fig. 482
Fig. 483
Fig. 484
Fig. 485
Fig. 486
Fig. 487
Fig. 488
Fig. 489
Fig. 490
Fig. 491
Fig. 492
Fig. 493
Fig. 494
Fig. 495
Fig. 496
Fig. 497
Fig. 498
Fig. 499
Fig. 500
Fig. 501
Fig. 502
Fig. 503
Fig. 504
Fig. 505
Fig. 506
Fig. 507
Fig. 508
Fig. 509
Fig. 510
Fig. 511
Fig. 512
Fig. 513
Fig. 514
Fig. 515
Fig. 516
Fig. 517
Fig. 518
Fig. 519
Fig. 520
Fig. 521
Fig. 522
Fig. 523
Fig. 524
Fig. 525
Fig. 526
Fig. 527
Fig. 528
Fig. 529
Fig. 530
Fig. 531
Fig. 532
Fig. 533
Fig. 534
Fig. 535
Fig. 536
Fig. 537
Fig. 538
Fig. 539
Fig. 540
Fig. 541
Fig. 542
Fig. 543
Fig. 544
Fig. 545
Fig. 546
Fig. 547
Fig. 548
Fig. 549
Fig. 550
Fig. 551
Fig. 552
Fig. 553
Fig. 554
Fig. 555
Fig. 556
Fig. 557
Fig. 558
Fig. 559
Fig. 560
Fig. 561
Fig. 562
Fig. 563
Fig. 564
Fig. 565
Fig. 566
Fig. 567
Fig. 568
Fig. 569
Fig. 570
Fig. 571
Fig. 572
Fig. 573
Fig. 574
Fig. 575
Fig. 576
Fig. 577
Fig. 578
Fig. 579
Fig. 580
Fig. 581
Fig. 582
Fig. 583
Fig. 584
Fig. 585
Fig. 586
Fig. 587
Fig. 588
Fig. 589
Fig. 590
Fig. 591
Fig. 592
Fig. 593
Fig. 594
Fig. 595
Fig. 596
Fig. 597
Fig. 598
Fig. 599
Fig. 600
Fig. 601
Fig. 602
Fig. 603
Fig. 604
Fig. 605
Fig. 606
Fig. 607
Fig. 608
Fig. 609
Fig. 610
Fig. 611
Fig. 612
Fig. 613
Fig. 614
Fig. 615
Fig. 616
Fig. 617
Fig. 618
Fig. 619
Fig. 620
Fig. 621
Fig. 622
Fig. 623
Fig. 624
Fig. 625
Fig. 626
Fig. 627
Fig. 628
Fig. 629
Fig. 630
Fig. 631
Fig. 632
Fig. 633
Fig. 634
Fig. 635
Fig. 636
Fig. 637
Fig. 638
Fig. 639
Fig. 640
Fig. 641
Fig. 642
Fig. 643
Fig. 644
Fig. 645
Fig. 646
Fig. 647
Fig. 648
Fig. 649
Fig. 650
Fig. 651
Fig. 652
Fig. 653
Fig. 654
Fig. 655
Fig. 656
Fig. 657
Fig. 658
Fig. 659
Fig. 660
Fig. 661
Fig. 662
Fig. 663
Fig. 664
Fig. 665
Fig. 666
Fig. 667
Fig. 668
Fig. 669
Fig. 670
Fig. 671
Fig. 672
Fig. 673
Fig. 674
Fig. 675
Fig. 676
Fig. 677
Fig. 678
Fig. 679
Fig. 680
Fig. 681
Fig. 682
Fig. 683
Fig. 684
Fig. 685
Fig. 686
Fig. 687
Fig. 688
Fig. 689
Fig. 690
Fig. 691
Fig. 692
Fig. 693
Fig. 694
Fig. 695
Fig. 696
Fig. 697
Fig. 698
Fig. 699
Fig. 700
Fig. 701
Fig. 702
Fig. 703
Fig. 704
Fig. 705
Fig. 706
Fig. 707
Fig. 708
Fig. 709
Fig. 710
Fig. 711
Fig. 712
Fig. 713
Fig. 714
Fig. 715
Fig. 716
Fig. 717
Fig. 718
Fig. 719
Fig. 720
Fig. 721
Fig. 722
Fig. 723
Fig. 724
Fig. 725
Fig. 726
Fig. 727
Fig. 728
Fig. 729
Fig. 730
Fig. 731
Fig. 732
Fig. 733
Fig. 734
Fig. 735
Fig. 736
Fig. 737
Fig. 738
Fig. 739
Fig. 740
Fig. 741
Fig. 742
Fig. 743
Fig. 744
Fig. 745
Fig. 746
Fig. 747
Fig. 748
Fig. 749
Fig. 750
Fig. 751
Fig. 752
Fig. 753
Fig. 754
Fig. 755
Fig. 756
Fig. 757
Fig. 758
Fig. 759
Fig. 760
Fig. 761
Fig. 762
Fig. 763
Fig. 764
Fig. 765
Fig. 766
Fig. 767
Fig. 768
Fig. 769
Fig. 770
Fig. 771
Fig. 772
Fig. 773
Fig. 774
Fig. 775
Fig. 776
Fig. 777
Fig. 778
Fig. 779
Fig. 780
Fig. 781
Fig. 782
Fig. 783
Fig. 784
Fig. 785
Fig. 786
Fig. 787
Fig. 788
Fig. 789
Fig. 790
Fig. 791
Fig. 792
Fig. 793
Fig. 794
Fig. 795
Fig. 796
Fig. 797
Fig. 798
Fig. 799
Fig. 800
Fig. 801
Fig. 802
Fig. 803
Fig. 804
Fig. 805
Fig. 806
Fig. 807
Fig. 808
Fig. 809
Fig. 810
Fig. 811
Fig. 812
Fig. 813
Fig. 814
Fig. 815
Fig. 816
Fig. 817
Fig. 818
Fig. 819
Fig. 820
Fig. 821
Fig. 822
Fig. 823
Fig. 824
Fig. 825
Fig. 826
Fig. 827
Fig. 828
Fig. 829
Fig. 830
Fig. 831
Fig. 832
Fig. 833
Fig. 834
Fig. 835
Fig. 836
Fig. 837
Fig. 838
Fig. 839
Fig. 840
Fig. 841
Fig. 842
Fig. 843
Fig. 844
Fig. 845
Fig. 846
Fig. 847
Fig. 848
Fig. 849
Fig. 850
Fig. 851
Fig. 852
Fig. 853
Fig. 854
Fig. 855
Fig. 856
Fig. 857
Fig. 858
Fig. 859
Fig. 860
Fig. 861
Fig. 862
Fig. 863
Fig. 864
Fig. 865
Fig. 866
Fig. 867
Fig. 868
Fig. 869
Fig. 870
Fig. 871
Fig. 872
Fig. 873
Fig. 874
Fig. 875
Fig. 876
Fig. 877
Fig. 878
Fig. 879
Fig. 880
Fig. 881
Fig. 882
Fig. 883
Fig. 884
Fig. 885
Fig. 886
Fig. 887
Fig. 888
Fig. 889
Fig. 890
Fig. 891
Fig. 892
Fig. 893
Fig. 894
Fig. 895
Fig. 896
Fig. 897
Fig. 898
Fig. 899
Fig. 900
Fig. 901
Fig. 902
Fig. 903
Fig. 904
Fig. 905
Fig. 906
Fig. 907
Fig. 908
Fig. 909
Fig. 910
Fig. 911
Fig. 912
Fig. 913
Fig. 914
Fig. 915
Fig. 916
Fig. 917
Fig. 918
Fig. 919
Fig. 920
Fig. 921
Fig. 922
Fig. 923
Fig. 924
Fig. 925
Fig. 926
Fig. 927
Fig. 928
Fig. 929
Fig. 930
Fig. 931
Fig. 932
Fig. 933
Fig. 934
Fig. 935
Fig. 936
Fig. 937
Fig. 938
Fig. 939
Fig. 940
Fig. 941
Fig. 942
Fig. 943
Fig. 944
Fig. 945
Fig. 946
Fig. 947
Fig. 948
Fig. 949
Fig. 950
Fig. 951
Fig. 952
Fig. 953
Fig. 954
Fig. 955
Fig. 956
Fig. 957
Fig. 958
Fig. 959
Fig. 960
Fig. 961
Fig. 962
Fig. 963
Fig. 964
Fig. 965
Fig. 966
Fig. 967
Fig. 968
Fig. 969
Fig. 970
Fig. 971
Fig. 972
Fig. 973
Fig. 974
Fig. 975
Fig. 976
Fig. 977
Fig. 978
Fig. 979
Fig. 980
Fig. 981
Fig. 982
Fig. 983
Fig. 984
Fig. 985
Fig. 986
Fig. 987
Fig. 988
Fig. 989
Fig. 990
Fig. 991
Fig. 992
Fig. 993
Fig. 994
Fig. 995
Fig. 996
Fig. 997
Fig. 998
Fig. 999
Fig. 1000

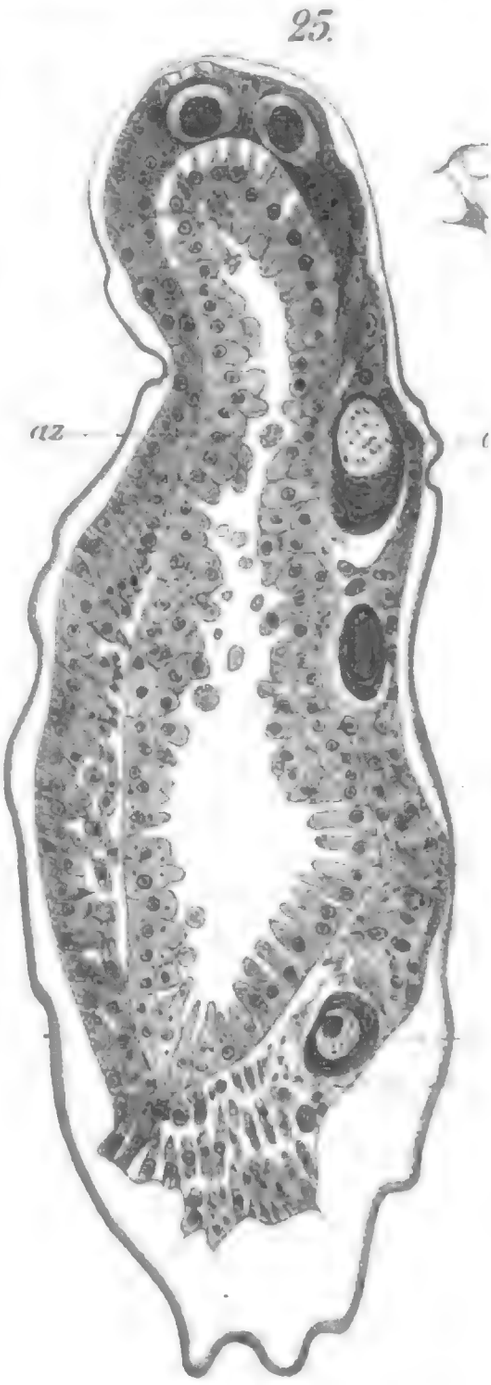
Anatole Jakovlitch Ivanoff, 1927

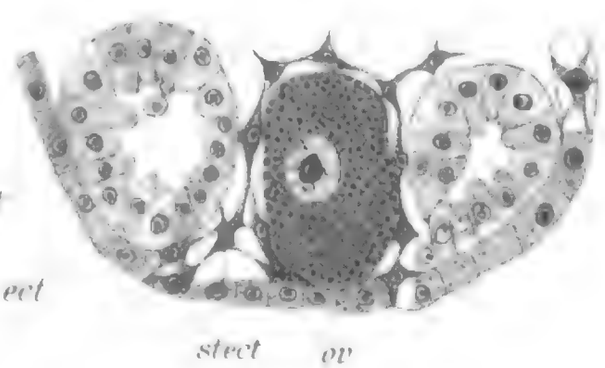

kdrz
ent
kdrz
nk
12.
ect
lgm
rgm
13.
ent
ci
ent
pd
ect
lgm
rgm
13 a.
nk
ect
stg
lgm
ent
ci
rgm
14.
az
lgm
do
stg
rgm
ect
ent
lgm
16.
dk
no
n
ect
lgm
ent
do
13 b.
ect
lgm
rgm
pd
16 a.
nk
n
lgm
sh
16 d.
sh
cd
nk
ent
rgm
ect
ent
16 b.
nk
n
cd
f
16 c.
f
kdz
stl
nk
ent
13 c.
ect
pd
lgm
rgm

Cotyledon
Plumule
Radicle
Endosperm
Testa
Micropyle
Hilum

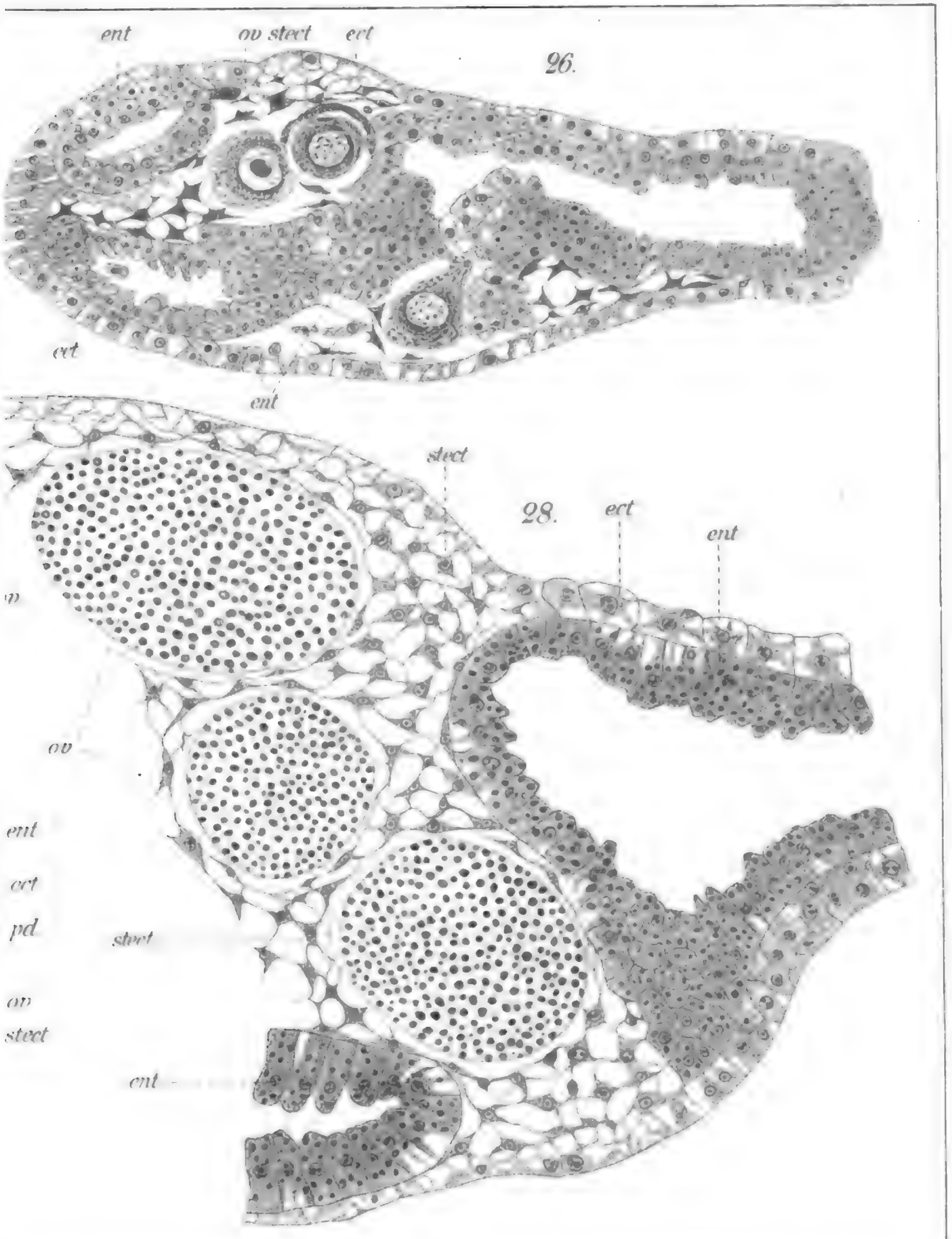
Fig. 181







Digitized by Google


ent
ov stect
ect
26.
ect
ent
stect
28.
ect
ent
ov
ent
ect
pd
stect
ov
stect
ent

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 106 263 072

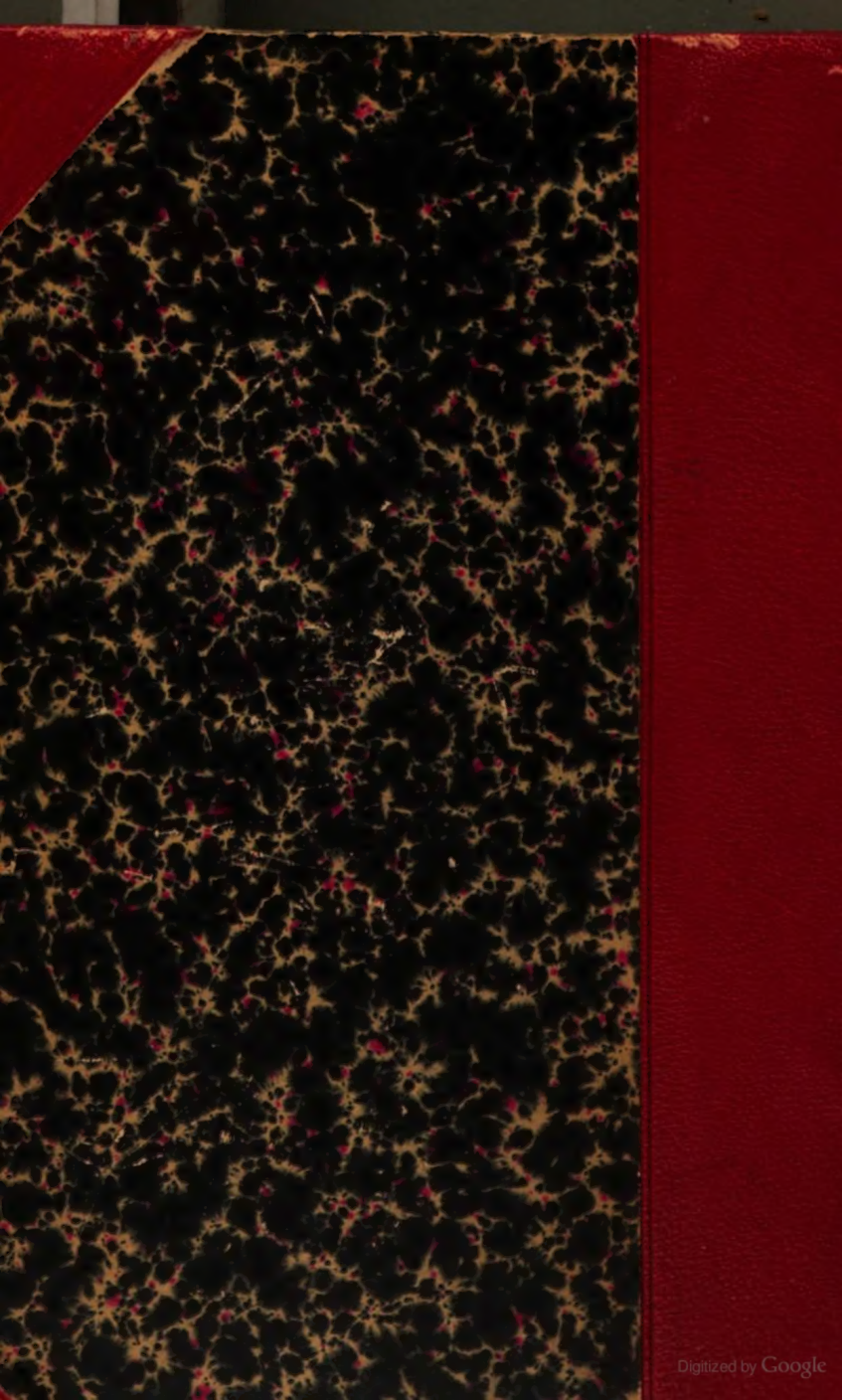
Date Due

FEB 25 1955

MAY 16 1956

MAR 9 '67

Digitized by Google


Digitized by Google